Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

UNIVERSITÄT LEIPZIG

VORGELEGT VON

ERNST PRINGSHEIM
AUS BRESLAU

Leipzig
Gebrüder Borntraeger
1906

Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

UNIVERSITÄT LEIPZIG

VORGELEGT VON

ERNST PRINGSHEIM
AUS BRESLAU

Leipzig
Gebrüder Borntraeger
1906

Angenommen von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Sektion auf Grund der Gutachten der Herren Pfeffer und Chun.

Leipzig, den 18. Dezember 1905.

Der Procancellar.
Marx.

A. Historische und sachliche Einleitung.

Es ist eine seit langem bekannte Erscheinung, daß abgeschnittene Sprosse, besonders von Sukkulenten, noch lange nach der Abtrennung vom Mutterstock oder der Wurzel an der Spitze fortwachsen und turgeszent bleiben können, während die älteren Teile der Reihe nach welken, schrumpfen und verdorren[1]). Bei de Candolle[2]) und Treviranus[3]) finden sich Notizen hierüber, die aber nur ganz kurz die einfache Tatsache melden. Seitdem ist diese Erscheinung zwar manchmal beobachtet und erwähnt, aber nie auf ihre physikalischen und physiologischen Ursachen hin untersucht worden. Frank[4]) zB. erwähnt, ohne irgendwie auf Gründe einzugehen, daß beim Welken sehr oft nur die ausgebildeten Blätter zugrunde gehen, während die jüngsten, noch nicht völlig erwachsenen und entfalteten sich erholen, wenn die Pflanze von neuem mit Wasser versorgt wird. Ähnlich sind die Angaben überall, wo davon die Rede ist.

Ein etwas näheres Eingehen auf die Frage, warum denn die jungen Blätter länger frisch bleiben, finden wir meines Wissens zuerst bei Meschayeff[5]). Er erwähnt, daß bei welken Pflanzen in der „Herborisierbüchse" die oberen Blätter sich auf Kosten des Stengels (und der unteren Blätter?) erholen; daß gefallene

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie 1897. I, p. 194.

2) De Candolle, Pflanzenphysiologie, übers. von Röper 1833, I, p. 176.

3) Treviranus, Physiologie 1835, I, p. 511.

4) Frank, Die Pflanzenkrankheiten in Schencks Handbuch der Botanik, I, p. 451.

5) Meschayeff, Über die Anpassungen zum Aufrechterhalten der Pflanzen und die Wasserversorgung bei der Transpiration. Bull. de la soc. imp. des Naturalistes de Moscou 1882. Zitiert bei Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen, Jena 1904, p. 228.

Waldbäume und fleischige Pflanzen turgeszente kleine Sprosse entwickeln können. Bei ihm findet sich auch die Bemerkung, daß die jungen Blätter, weil zarter, ohne diese Wasserversorgung von den älteren her, ohne dieses „Déplacement“ des Wassers schneller vertrocknen müßten als die alten; wie es denn auch bei stärkerer Lufttrockenheit der Fall sei. Meschayeff macht ein erstes Experiment, indem er von zwei Blättern von *Bryophyllum* eins entfernt und findet, daß das entsprechende, an der abgeschnittenen Pflanze gebliebene, eher abtrocknet als das abgelöste.

Weiter finden wir dann bei Schimper[1]) den Gedanken, daß die älteren Blätter als „Wasserreservoir für die jüngeren“ dienen mögen. Auch er macht ein rohes Experiment, indem er Zweige und einzelne Blätter einer epiphytischen Gesneracee aufgehängt sich selbst überläßt und findet, daß die abgeschnittenen Blätter viel länger frisch bleiben als die entsprechenden, an den Zweigen gelassenen, auf deren Kosten die Sprosse an der Spitze fortwachsen. Haberlandt[2]) erwähnt eine ähnliche Beobachtung, und Burgerstein[3]) sucht durch Wägungen die Größe des Wasserdéplacements zu präzisieren. Dagegen erscheint es eher als ein Rückschritt, wenn Hedgcock[4]) durch die Beobachtung, daß Vegetationspunkte und unreife Früchte beim Vertrocknen krautiger Pflanzen am längsten frisch bleiben, zu der Bemerkung veranlaßt wird, diese Teile möchten wohl durch ihre „chemische und physikalische Beschaffenheit“ am besten befähigt sein Wasser zurückzuhalten. Das einfachste Experiment, sie zu isolieren, hätte zeigen müssen, daß mindestens bei ersteren ganz das Gegenteil der Fall ist, und daß sie nur deshalb so lange grün bleiben, weil die Pflanze den letzten Tropfen opfert, sie zu erhalten.

Die einzige Notiz, die ich über die Mechanik der Wasserbewegung innerhalb der welkenden Pflanze zum Orte des Verbrauchs finden konnte, steht bei Haberlandt[5]). Er spricht nämlich die Vermutung aus, daß das Assimilationssystem der mit Wassergewebe versehenen Blätter durch stärkere osmotische Saugkraft den größten Teil des gespeicherten Wassers an sich

---

1) Schimper, Botanische Mitteilungen aus den Tropen, 1888, Heft 2, p. 37.

2) Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl. 1896, p. 351.

3) Burgerstein, l. c., p. 229.

4) Hedgcock, The relation of the water content of the soil to certain plants, principally Mesophytes. Zitiert nach Justs Jahresbericht 1902, II, p. 615.

5) Haberlandt, l. c., p. 349.

reiße. Experimente hierüber oder Untersuchungen der osmotischen Verhältnisse scheint er nicht angestellt zu haben. Hier also mußte meine Arbeit einsetzen, wenn ich den geschilderten Vorgang analysieren wollte. Dieser Analyse aber mußte eine Untersuchung der Erscheinungen beim Welken überhaupt vorausgehen, die lehren sollte, wo und unter welchen Bedingungen die Pflanze Wasser transloziere.

Ich stellte mir daher die Aufgabe:

1. Zu untersuchen, wie verbreitet die beobachtete Erscheinung ist, daß Pflanzen in Not um Wasser die wichtigsten Teile durch Wasserversorgung von den übrigen her zu retten suchen, und unter welchen Außenbedingungen und Formen dieses Aussaugen und Opfern der wertloseren Teile auftritt;

2. welche inneren Bedingungen und mechanischen Ursachen diese Wasserbewegung ermöglichen und einleiten.

Danach gliederten sich die zu beantwortenden Fragen in zwei Reihen, deren erste die Beschreibung und Messung der Wasserbewegung, und deren zweite die physikalische und physiologische Begründung umfaßt.

B. Art und Umfang des Wassertransportes in welkenden Pflanzen.

I. Äußere Erscheinungen beim Welken.

Es liegt mir fern an dieser Stelle eine vollständige Beschreibung der Erscheinungen geben zu wollen, die sich beim Welken der Pflanzen zeigen, oder auch nur alle die berücksichtigen zu wollen, die mit besonderen Anpassungen gegen Trockenheit ausgerüstet sind. Ich mußte mich auf die Untersuchung des in unserm Klima leicht zu beschaffenden Materiales und die Beobachtung einiger zum Vergleich herangezogener Gewächshauspflanzen beschränken. Die Fülle von Anpassungen, die uns die epiphytische, halo- und xerophile Vegetation wärmerer Länder bietet, war mir zum größten Teil verschlossen.

Nur einige Vertreter konnte ich herausgreifen und näher untersuchen. Doch ich denke, die wichtigsten Resultate werden einer Erweiterung auch auf die von Forschern in jenen Gegenden gemachten Beobachtungen fähig sein.

Lassen wir eine, nicht gerade große Feuchtigkeit bedürfende Pflanze abgeschnitten welken, so beobachten wir im allgemeinen,

daß die jüngsten, dem Vegetationspunkt benachbarten Teile am längsten turgeszent bleiben, daß dagegen die älteren, besonders die Blätter, bald schlaff herabhängen. Die Stengelteile mit den Leitbahnen werden dabei deutlich bevorzugt. Zunächst liegt es nahe, daran zu denken, daß die jungen Teile weniger schnell ihr Wasser verlieren, weil sie besser gegen Transpiration geschützt sind. Doch wie ich zu beweisen haben werde, wäre das ein Irrtum. Meine Transpirationsversuche geben dafür zahlenmäßige Belege. Vielmehr findet in der welkenden Pflanze ein Wassertransport in die zu erhaltenden Teile statt.

Einen ersten Beweis hierfür gibt ein Versuch, in dem kurz abgetrennte Sproßgipfel mit solchen verglichen wurden, die an der tiefer unten abgeschnittenen Pflanze gelassen wurden. Überließ ich beide dem Welken, so vertrockneten die kurzen Endstücke bedeutend schneller. Daraus konnte man schon schließen, daß unter diesen Umständen auch das in den unteren Teilen befindliche Wasser den oberen zugute kommt, wenn man sie in ihrem Zusammenhange welken läßt.

Doch gilt der Nutzen, den die Pflanze von dem erwähnten Vorrat durch den Transport in die für die Erhaltung wichtigen Teile erfährt, immer nur bis zu einem bestimmten Grade der Lufttrockenheit. Dieses Feuchtigkeitsminimum wechselt mit der Art der Pflanze und ihrer Anpassung an Wassermangel. Die Mehrzahl unserer schnell welkenden Pflanzen werden bei einem Aufenthalt in trockener Zimmerluft kaum das längere Turgeszentbleiben der Spitzenteile beobachten lassen, weil sie im ganzen zu schnell vertrocknen. Dennoch haben auch sie die Fähigkeit des Wasserdéplacements, die sich zeigt, sobald man ihnen Schutz gegen zu starke Transpiration gibt, sodaß sie Zeit haben, ihre verhältnismäßig geringe verfügbare Wassermenge in die jungen Teile zu transportieren. Nur die eigentlichen, sukkulenten Xerophyten sind so gut geschützt, daß sie fast jeden Grad von Trockenheit der Luft eine Zeitlang ertragen können. Für die übrigen Gewächse gibt es einen Punkt, wo sie so schnell vertrocknen, daß auf keine Weise mehr Rettung möglich ist. Wird dieser überschritten, so werden gewöhnlich die jüngsten, zartesten Teile dem Tode durch Vertrocknen am ersten anheimfallen, weil sie an sich meist schlecht gegen Verdunstung geschützt sind. Was sie retten kann, ist nur die Zufuhr von Wasser aus den älteren Teilen.

Diese aber ist nur möglich, solange die Turgeszenz nicht ganz

aufgehoben ist, solange die Pflanzen also nicht ganz welk sind, und auch dann braucht sie eine gewisse Zeit.

Das Feuchtigkeitsminimum, bei dem es noch zu einem erfolgreichen Wassertransport kommt, ist nicht nur von Art zu Art verschieden, sondern kann auch bei den einzelnen Individuen, je nach ihrer „Gewöhnung" wechseln. Es besteht eine Anpassungsfähigkeit, ein „Ökologismus"[1]), der Pflanzen, die von Anfang an wenig Wasser bekamen, befähigt, bedeutend längere Dürreperioden zu überdauern als feucht gewachsene. Hierher gehört auch die Erscheinung, daß manche Pflanzen, zB. *Abutilon, Coleus* in trockener Luft ihre Blätter fallen lassen, um dann neue, den Bedingungen besser angepaßte zu treiben.

Eine sehr schöne Anpassungsfähigkeit, selbst an die Extreme von fast absoluter Trockenheit des Bodens und vollkommener Wassersättigung der Erde und der Luft, fand ich bei Keimlingen von *Cucurbita Pepo*. Bei ganz jungen Keimpflanzen ist einmal noch ein Teil der Widerstandsfähigkeit des Samens gegen Trockenheit, anderseits eine große Plastizität der embryonalen Gewebe vorhanden. Wenn also die extremen Einflüsse früh genug einsetzen, können sie die Pflanze zu einer starken Umgestaltung gegenüber den normalen Umständen veranlassen, während eine ältere Pflanze schnell zugrunde ginge. Wurden *Cucurbita*-Keimlinge von Anfang an nur sehr wenig gegossen, so blieb das Hypokotyl kurz, die Kotyledonen vergrößerten sich kaum, die ganze Pflanze nahm einen gedrungenen Habitus an und zeigte nur die Anlage des ersten Blattes. Sie war dunkelgrün, hatte kleine Zellen und Interzellularen und hielt die Trockenkeit, fast ohne zu wachsen, sehr lange aus. Zog ich die Pflanzen dagegen im dampfgesättigten Raum in einem unten in Wasser stehenden Topf, so wuchsen sie schnell zu ansehnlicher Länge mit großen Kotyledonen und vielen Blättern. Sie waren hellgrün, hatten große Interzellularen und dünne Kutikula. Die Spaltöffnungen waren weit offen, häufig trat Guttation ein, ein Zeichen, daß die Transpiration ganz unterdrückt war. Lüftete man nun die Glocke auch nur wenige Minuten, so hingen bald die Blätter schlaff herab, die Pflanze war unrettbar verloren, falls sie nicht schnell wieder bedeckt wurde.

Für meine Zwecke waren solche leicht welkenden und bei mangelnder Wasserzufuhr sofort das Wachstum sistierenden Pflanzen kaum zu gebrauchen. Doch konnte ich immerhin beobachten, daß

1) Detto, Theorie der direkten Anpassung. Jena 1904, p. 30.

große, im Topf gezogene Pflanzen von *Cucurbita Pepo* abgeschnitten ihre jungen Teile länger frisch erhielten als die alten. Wurden sie in einem Glasgefäß aufgehängt, dessen Luft durch Wasser am Boden feucht gehalten wurde, so wuchsen sie auch ein wenig an der Spitze fort, während die alten Blätter zugunsten der jüngsten unter Gelbwerden geopfert wurden.

Da ich ein Gleiches für typische Hygrophile, zB. *Hippuris vulgaris* und *Oenanthe aquatica*, allerdings nur im dampfgesättigten Raum, nachweisen konnte, so möchte ich glauben, daß es kaum irgend welche Pflanzen gibt, die nicht unter Umständen die Erhaltung der Spitze unter Opferung der älteren Teile zeigten. Eine Ergänzung des Gesagten gibt der folgende Versuch. Läßt man Pflanzen, die mit Wasserreserven versehen sind, an trockener Luft schnell und gleichmäßig welken und bringt sie dann in den dampfgesättigten Raum, so sieht man die jungen Blätter turgeszent werden. Von außen kann das Wasser nicht aufgenommen worden sein, da die Pflanzen nicht imstande sind Wasserdampf in irgendwie nennenswerter Menge zu kondensieren[1]). Wenn man den Versuch am Licht ansetzt, können die Pflanzen auch nicht durch Strahlung so viel Wärme verlieren, daß sich Tau auf ihnen bildete. Sie werden im Gegenteil wärmer sein als die Umgebung und noch Dampf abgeben. Daher kann das Wasser nur aus den älteren Teilen stammen. Der Versuch ist der alte Meschayeffsche[2]) und ein guter Beweis für das Eintreten des Wasserdéplacements.

Doch konnte es mir nicht genügen, festgestellt zu haben, daß Wasser transportiert wird, ich mußte Klarheit über die quantitativen Verhältnisse in der Wasserökonomie welkender Pflanzen haben; das heißt ich mußte feststellen, zu einem wie großen Teile das in den älteren Blättern enthaltene Wasser den jungen zugute kommt und wieviel davon durch Verdunstung verloren geht. Dazu stellte ich Transpirationsversuche an, um den absoluten und relativen Wasserverbrauch der einzelnen Organe mit und ohne Aussaugen zu kontrollieren.

II. Die Wasserökonomie.

Wie oben betont, macht sich die Erhaltung der jungen Teile bei rasch welkenden Pflanzen wenig geltend, spielt dagegen eine große Rolle im Leben der an Trockenheit angepaßten Sukkulenten. Bei diesen mußte es gelingen, mit Hilfe der Wage die Größe des

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie 1897, Bd. I, p. 143.
2) Meschayeff, l. c.

Wasserdéplacements zu eruieren. Denn da der Wasserverlust der alten Blätter sich aus zwei Summanden, der Eigentranspiration und der Abgabe an die jungen Teile, zusammensetzt, so war die Menge des beförderten Wassers mit Kenntnis der beiden anderen Größen gegeben. Es galt daher, den Gesamtwasserverlust und die Eigentranspiration festzustellen. Da man aber nicht dieselben Blätter einmal vor und dann nach dem Aussaugen wägen kann, so mußte ich mich auf vergleichende Bestimmungen mit einer größeren Anzahl beschränken. Um individuelle Unterschiede auszuschließen, konnte ich mich ohnehin nicht auf Einzeluntersuchungen verlassen. Als besonders geeignet für die Transpirationsversuche erwiesen sich *Sedum*-Arten, deren Blätter fleischig sind und nur mit geringer Fläche festsitzen, so daß sie sich ohne größere Verwundungen ablösen lassen, die einen Wasserverlust verursachen könnten. Um die Eigentranspiration der alten Blätter festzustellen, wurde ein Teil abgelöst, gewogen, und nach einiger Zeit der Wasserverlust festgestellt. Mit diesem wurde dann der der ausgesaugten, am Stengel gelassenen verglichen. Indem ich für beide dieselbe Transpirationsgröße einsetzte, konnte ich auf diese Weise die Wasserabgabe der alten Blätter an die jüngeren Blätter annähernd bestimmen.

Von drei Exemplaren von *Sedum spectabile*[1]) wurden am 20. Juni zehn der untersten Blätter abgenommen und mit zehn möglichst gleichen Blättern dreier anderer Pflanzen verglichen. Die abgelösten Blätter der ersten Serie und die ganzen Pflanzen der zweiten wurden auf Fließpapier ausgebreitet dem Welken überlassen. Am 10. Juli waren die sechs untersten Blätter der letzteren völlig trocken, die vier folgenden blieben länger lebend, sie standen höher am Stengel. Die abgelösten waren gleichmäßig welk, doch nicht tot.

Die Gewichtsverhältnisse zeigt die Tabelle, in der das Anfangsgewicht der abgelösten Blätter auch für die anderen als Vergleichsgröße angenommen wurde.

Sedum spectabile.

		Alle 10 Blätter	Die untersten 6	Die oberen 4
	I	Abgelöste Blätter		
a	Anfangsgewicht am 20. Juni	7,92 g	4,29 g	3,71 g
b	am 10. Juli	5,23 g	2,74 g	2,49 g
c	Verlust in % des Frischgewichtes	33,9 %	36,1 %	32,9 %

1) Dieser und die andern Spezies-Namen nach den Bestimmungen des Leipziger botanischen Gartens.

		Alle 10 Blätter	Die untersten 6	Die oberen 4
	II	An der Pflanze gelassene Blätter		
d	am 10. Juli	1,64 g	0,165 g	1,45 g
e	Verlust in % des Frischgewichtes	79,5 %	96,3 %	60,9 %
f	Transportierte Wassermenge in % des Frischgewichtes	45,6 %	60,2 %	27 %
g	Transportierte Wassermenge in % des gesamten Verlustes . . .	57,1 %	62,5 %	46 %

Man sieht also:

1. durch Vergleich von c und e, wieviel größer der Wasserverlust bei den ausgesaugten Blättern ist als bei den allein durch Transpiration an Gewicht abnehmenden;

2. aus g, ein wie großer Teil des gesamten Wasserverlustes auf das Deplacement kommt und

3. aus e und f, bis zu welchem Maße schon diese, nicht sehr fleischigen Blätter ausgesaugt werden können.

Bei diesen und den nachher mitzuteilenden Berechnungen ist zu beachten, daß ein gewisser Fehler dadurch entsteht, daß nicht nur Wasser, sondern auch plastische Nährstoffe aus den ausgesaugten Blättern aufgenommen worden waren; doch da die verwendeten Blätter, bei 100 ° getrocknet, nur 3,75 % feste Substanz ergaben, konnte der Fehler keinesfalls groß sein. Um zu ermitteln, wie groß er etwa sein könne, galt es festzustellen, in welchem Verhältnis das Trockengewicht ausgesaugter zu dem abgelöster Blätter nach einer gewissen Zeit stände. Daß ich auch die abgelösten Blätter eine Zeitlang welken ließ, hatte darin seinen Grund, daß ich die Versuchsbedingungen einander möglichst anähneln wollte. Dazu gehörte, daß sie ebenso lange Zeit zum Atmen haben mußten.

Zur Beantwortung der Frage, wieviel plastische Substanz den ausgesaugten Blättern entnommen wurde, machte ich folgenden Versuch:

Es wurden dreimal fünf der unteren Blätter von *Sedum spectabile* ausgesucht, die möglichst gleiche Dimensionen hatten. Partie I wurde abgelöst und frisch gewogen, II und III wurden an den abgeschnittenen Pflanzen gelassen. Nun wurde I offen ausgebreitet, II unter eine Glasglocke gebracht, deren Tubus offen war, und von III die unteren Teile, Blätter und Stengel mit geschmolzener Kakaobutter bestrichen, dann das Ganze trocken aufgehängt. Nach-

dem die Blätter von II und III gut lufttrocken waren, wurden die von III erst in der Wärme mit Fließpapier, dann mit Äther völlig entfettet und alle bei 100 ° getrocknet. Die Resultate der Wägung zeigt die Tabelle.

Sedum spectabile.

	I	II	III
frisch	1,074 g		
bei 100° getrocknet	0,064 g	0,020 g	0,039 g

Das heißt, die Blätter von *Sedum spectabile* werden in etwas feuchter Luft am besten von den in ihnen enthaltenen Nahrungsstoffen befreit, etwas schlechter, wenn sie mit Kakaobutter bestrichen werden, am schlechtesten abgelöst in trockner Zimmerluft. Die Differenz zwischen I und II ist nicht auf die Atmung zu schieben, denn die mußte bei I mehr ausmachen, da diese Blätter länger lebten. Dagegen die zwischen II und III ist auf diesen Umstand zu schieben, indem der Überzug jedenfalls die Atmungsgröße beträchtlich herabsetzte. Im ganzen sind aber die Differenzen so gering, daß die Fehler, die durch Transport plastischer Stoffe entstehen, für die oben mitgeteilten Resultate über die Wasserbewegung außer acht gelassen werden können. Größer ist wahrscheinlich ein anderer, die Resultate verkleinernder, also im umgekehrten Sinne wirkender Fehler. Ich habe für die ausgesaugten Blätter dieselbe Transpirationsgröße eingesetzt wie für die abgetrennten. Bei beiden wird der Transpirationsfaktor im Laufe des Welkens infolge erschwerter Wasserabgabe kleiner; doch bei den schneller welkenden in höherem Grade. Mit der Dauer des Versuches mußte der Fehler wachsen, ich durfte ihn also nicht zu lange ausdehnen. Dasselbe gilt für die meisten der mitgeteilten Experimente.

Die Berücksichtigung dieser Differenz würde noch höhere Werte für die deplacierte Wassermenge geben, das Grundresultat aber nicht verändern. Daher habe ich mich für berechtigt gehalten, auch sie zu vernachlässigen, um so mehr als es sich, wie betont, nur um Annäherungswerte handeln kann. Es werden auch nie alle Blätter gleich stark transpirieren und ausgesaugt werden, so daß am Schlusse des Versuches stets einige schon eine gewisse Zeit trocken waren, also nicht mehr transpiriert oder Wasser abgegeben hatten.

Daß man sich auf die Durchschnittszahlen nach sorgfältiger Auswahl durch das Augenmaß innerhalb der erlaubten Fehlergrenze

einigermaßen verlassen kann, zeigt, daß zB. von zweimal zehn Ausläufern von *Sempervivum Braunii*[1]) die eine Partie 10,44, die andere 10,22 g wog, und daß die erste nach 14 Tagen 65,4, die zweite 65,7 % an Gewicht verloren hatte. Ferner, daß von zweimal fünf Blütensprossen von *Sempervivum arachnoïdeum* die erste Partie 18,30, die andere 18,54 g wog und von zweimal 17 Sprossen von *Sedum album*, die noch dazu ziemlich differierten, die eine Partie 9,43, die andere 9,71 g.

Das Verhalten dieser letzterwähnten Pflanze gebe ich noch einmal in möglichst genauen Zahlen, die, wie man sehen wird, den Befund an *Sedum spectabile* bestätigen.

Von Partie I, enthaltend 17 Sprosse von *Sedum album*, wurden immer die zwei untersten Blätter abgelöst, diese 34 gewogen, von den 17 zu II gehörigen die entsprechenden an den Stengeln gelassen. Das geschah am 17. Juli. Von da ab wurden sowohl die einzelnen Blätter, als auch die ganzen Sprosse, auf Fließpapier ausgebreitet, in Zimmerluft der Transpiration überlassen. Am 21. Juli zeigte sich, daß von den 34 Blättern von I eins, dagegen von II 19 Blätter trocken waren. Diese wurden abgenommen, gewogen und mit der ganzen Partie I verglichen. Da hier regelmäßig das Aussaugen eines Blattes erst beginnt, wenn das nächst ältere schon trocken ist, habe ich die noch frischen von II weggelassen und den Rest auf den entsprechenden Wert gebracht. Die Zahlen werden so besser vergleichbar, als wenn ich die völlige Trockenheit aller 34 Blätter abgewartet hätte; um so mehr, als die 19 trockenen Blätter fast durchgehends die untersten waren, nur zwei von den darauf folgenden waren auch schon trocken.

Sedum album.

	I	II
17. Juli	0,985 g	—
21. Juli	0,638 g	auf 34 Bl. umgerechnet 0,0877 g
Verlust in % des Frischgewichtes . .	35,2 %	91,0 %
Transpiration in % des Wasserverlustes	100 %	38,7 %
Déplacement in % des Wasserverlustes	0 %	61,3 %

Die Tabelle bringt nichts eigentlich Neues, bestätigt aber in erwünschter Weise die oben (pag. 8) hervorgehobenen Resultate

1) Siehe Anmerkung p. 7.

über das Verhältnis des Wasserdéplacements zur Eigentranspiration. Sie gibt die Tatsachen vielleicht noch besser wieder, da sie sich auf kürzere Zeit beschränkt, was hier allerdings durch die Kleinheit der Blätter auch geboten war.

Eins geht aus diesen Versuchen noch nicht hervor, das ist das Verhältnis der Eigentranspiration alter und junger Blätter. Es könnte mir eingeworfen werden, daß die alten eines schlechteren Transpirationsschutzes wegen schneller vertrocknen als die jungen. Um zu entscheiden, ob dieser Einwurf begründet wäre, prüfte ich durch Wägungen den Wasserverlust abgetrennter Blätter von der Basis und von der Spitze, und zwar während längerer Zeit, bis zum Welken, das sonst bei Transpirationsversuchen nicht eintreten darf. Nach drei Tagen hatten zwölf Blätter des untersten Wirtels verschiedener Pflanzen von *Sedum spectabile*

	von $4^1/_2$—$5^1/_2$ cm	Länge	5,8 %	
solche	„ $3^1/_2$—4	„ „	14	„
und	„ „ 2 —3	„ „	21	„

ihres Gesamtgewichtes verloren. Die jüngsten Blätter transpirierten also, auf ihre Masse bezogen, bedeutend stärker als die älteren. Das mochte zum Teil auf die größere Oberfläche im Verhältnis zum Volumen zurückzuführen sein, zum Teil aber auch auf die geringere Dicke der Cuticula und andere Unterschiede in der anatomischen Beschaffenheit. Ähnliche Verhältnisse fand Aubert[1]) für *Sedum dendroïdeum*.

Ebenfalls auf das Verhältnis der Eigentranspiration alter und junger Blätter prüfte ich noch *Sempervivum Braunii*, bei dem auch eine große Widerstandsfähigkeit gegen Vertrocknen festgestellt werden konnte, indem bei abgeschnittenen Rosetten, die offen im Laboratorium lagen, der Vegetationspunkt mit dem angeschwollenen kurzen Stamm selbst nach sechs Wochen noch turgeszent war, während die älteren Blätter der Reihe nach von außen nach innen abgetrocknet waren. Ich gebe die Resultate einiger Transpirations-Wägungen mit Blättern verschiedenen Alters in der folgenden Tabelle. Der 19. Juni ist der Anfang des Versuches. Unter I sind die Durchschnitte der Gewichte von 20, etwa 3—$3^1/_2$ cm langen Blättern, unter II die von ebenso vielen 2—$2^1/_2$ cm langen, unter III die einer gleichen Anzahl ganz junger von etwa 1 cm Länge verzeichnet.

1) Aubert, Recherches sur la Turgescence et la Transpiration des Plantes grasses. Ann. d. sciences nat. 7. Sér. XVI, p. 72.

Sempervivum Braunii.

	I 3—3½ cm	II 2—2½ cm	III zirka 1 cm
19. Juni	0,771 g	0,203 g	0,077 g
20. Juni	0,664 g	0,167 g	0,012 g
Verlust in % des Anfangsgewichtes . .	13,9 %	18,1 %	84,5 %
22. Juni	0,503 g	0,126 g	0,007 g
Verlust in % des Anfangsgewichtes . .	34,8 %	37,8 %	96,1 %

Auch hier, wo die jungen Blätter an der im ganzen welkenden Pflanze die älteren lange überleben, bestätigt sich die Regel, daß sie an sich stärker transpirieren und ohne Hilfe viel schneller durch Vertrocknen zugrunde gehen als diese. Eine Erscheinung ist mir dabei aufgefallen, die ich nicht ganz deuten kann, daß nämlich die jüngsten Teile am Vegetationspunkt, auch nachdem die Blätter bis hoch hinauf abgestorben sind, noch lange frisch bleiben, länger selbst, als wenn man sie von vornherein isoliert. Offenbar brauchen sie Zeit, um sich auf die Trockenperiode gewissermaßeu vorzubereiten. Worin aber diese Vorbereitung besteht, kann ich im einzelnen nicht angeben. Im ganzen wird es so ähnlich sein, wie ich es oben für Keimpflanzen geschildert habe [1]). Die noch plastischen Formelemente passen sich durch ihre anatomische Ausgestaltung der Trockenheit an.

Aus der Tabelle ersieht man, daß die für den 22. Juni angegebenen Gewichtsverluste von I und II wenig differieren. Das hat seinen Grund darin, daß die ältesten Blätter schon am 20. Juni Absterbeerscheinungen zeigten. Sie wurden von der Spitze her gelb und durch Injektion der Interzellularen durchscheinend. Am 22. Juni waren die ganzen Blätter ergriffen. Doch waren sie trotzdem noch fast so gut gegen Verdunstung geschützt wie die mittleren, die noch alle grün waren. Am 4. Juli waren allerdings die Blätter von I ebenso wie die von III völlig trocken, während die von II zum größten Teile lebten und jedes von diesen mehrere kleine Wurzeln an der Basis getrieben hatte.

Dieses Injizieren der Interzellularen scheint eine den *Sempervivum*-Arten eigentümliche Reaktion auf Verwundung zu sein, da ich es bei allen Pflanzen, auch wenn sie im ganzen an der Basis abgeschnitten wurden, von den der Wundstelle benachbarten Blättern angefangen bis zu den ferneren, wo es zunächst nur die Spitze

1) Vgl. p. 5.

einnahm, fand, während einzelne abgenommene Blätter alle gleichmäßig, von der Spitze basipetal fortschreitend, injiziert wurden. Worauf auch diese Erscheinung beruhen mag, für mich war es wichtig zu konstatieren, ob ein Teil auch noch des in diesen toten Blättern enthaltenen Wassers von den lebenden Teilen verwertet werden konnte. Das aus der Tabelle ersichtliche stärkere Transpirieren der toten Blätter mußte die Menge des zum Deplacement verwertbaren Wassers herabsetzen. Doch braucht das Absterben kein Grund zu sein, daß das in diesen Blättern enthaltene Wasser für die Pflanze gänzlich verloren ist. So wie der Stengel Wasser durch eine Schnittfläche aufnehmen oder jede Zelle aus imbibierten Wandungen und Gefäßen schöpfen kann[1]), so konnte auch hier möglicherweise die Pflanze den Saft der toten Blätter ausnützen.

Gleichzeitig mit der Prüfung dieser Frage wollte ich auch versuchen, einige Klarheit über die Bedingungen zu erhalten, unter denen dieses Absterben und das Austreten des Saftes in die Interzellularen eintritt.

Da ich es bei *Sempervivum* gefunden hatte (und nirgends war es sonst so ausgeprägt), verwendete ich auch eine *Sempervivum*-Art und zwar eine besonders fleischige, *Sempervivum glaucum*, zu den folgenden Versuchen. Es waren zwei Möglichkeiten vorhanden. Entweder konnte die Erscheinung Folge des Welkens oder aber der Verwundung sein, wofür ich mich oben auf Grund des äußeren Ansehens vermutungsweise ausgesprochen habe.

Zwei große Rosetten mit jungen Blütensprossen von *Sempervivum glaucum* wurden am Wurzelhals abgeschnitten und von den unteren trocknen Blättern befreit, dann von der einen die zehn untersten Blätter abgelöst und gewogen. Schon am nächsten Tage waren diese Blätter bis fast zur Basis injiziert, während von den zehn an der Pflanze gebliebenen des anderen Exemplars nur die untersten ganz injiziert, die oberen nur von der Spitze her und am Rande entlang angegriffen waren. Die Partien an der Mittelrippe blieben am längsten verschont, was an den an der Pflanze sitzenden deutlicher war.

Daraus, daß die abgelösten Blätter schneller abstarben, geht schon hervor, daß es nicht die einfache Folge des Wasserverlustes sein konnte, da sie ja weniger Wasser verloren. Für die Verwundung als Ursache spricht, daß die Verletzungen an dem im

1) Pfeffer, Energetik 1892, p. 258.

ganzen abgeschnittenen Exemplare geringer waren, was mit dem geringeren Überhandnehmen der Absterbeerscheinungen zusammentrifft.

Noch deutlicher wurde dieser Zusammenhang, als ich zwei Exemplare verglich, deren Wurzeln in Wasser tauchten, und von denen das eine nahe der Basis durchschnitten, die Wunde mit Kakaowachs verschlossen wurde. Hier starben die Blätter schnell und ungefähr gleichzeitig ab, während bei dem anderen Exemplar nur einige von den untersten zugrunde gingen, wie es gewöhnlich beim Versetzen in neue Verhältnisse eintritt.

Die erwähnten zehn Blätter von Exemplar I, deren Frischgewicht durchschnittlich 2,70 g war, wogen nach drei Tagen, wo sie alle ganz durchscheinend waren, durchschnittlich 1,95 g, die fünf untersten von II, die ganz trocken waren, 0,30 g und alle zehn von II 0,71 g.

Sempervivum glaucum.

	I 1—10	II 1—5	II 1—10
19. Juni	27 g	13,5 g	27 g
22. Juni	19,5 g	1,5 g	7,1 g
Wasserverlust in % des Frischgewichtes	28 %	88,9 %	73,7 %
Déplacement in % des Frischgewichtes	0 %	60,9 %	45,7 %

Die Tabelle zeigt die Bestätigung der ausgesprochenen Vermutung, daß auch die injizierten, toten Blätter noch einen großen Teil ihres Wassergehaltes an die jungen, lebenden Teile abgeben.

Auf große Genauigkeit können diese Bestimmungen keinen Anspruch machen. Doch sind die Ausschläge so groß, daß die Schlußfolgerungen immerhin gesichert erscheinen.

Zum Teil mag der geringere Wasserverlust der älteren Blätter, die dadurch umso besser in den Stand gesetzt werden, den jüngeren von ihrem Vorrat abzugeben, auf die verhältnismäßig kleinere Oberfläche zurückzuführen sein, zum Teil auf die Ausbildung der Cuticula und der Spaltöffnungen, jedenfalls ist der Nutzen für die Wasserökonomie in der Gefahr des Vertrocknens deutlich.

Die mitgeteilten Ergebnisse über die stärkere Eigentranspiration junger Pflanzenteile konnten mir jedoch nicht genügen, da die Verhältnisse möglicherweise von Fall zu Fall schwanken konnten. Gerade bei solchen, mit dem biologischen Charakter und dem

Maße der Anpassung wechselnden, spezifischen Größen, wie es die relative Transpirationsmenge ist, wird die Gefahr groß, Befunde an einer oder wenigen Arten fälschlich als allgemeine Regeln hinzustellen. Deshalb stellte ich noch verschiedene Versuche an, um zu ermitteln, wie sich die auf das Gewicht bezogene Transpiration junger zu der alter Blätter verhalte. Zu einem von ihnen benutzte ich *Cotyledon gibbiflora*. Sechs junge Blätter von einer eben ausgetriebenen Rosette wurden mit sechs großen, vorjährigen verglichen.

Cotyledon gibbiflora.

	Alte Blätter	Junge Blätter
9. Juli	44,26 g	1,545 g
10. Juli	42,46 g	1,264 g
Verlust in % des Frischgewichtes	4,06 %	18,1 %

Auch hier also bei isolierten Blättern stärkere Transpiration der jungen.

Größeren Wasserverlust der oberen Teile konstatierte ich ferner bei Ausläufern von *Sempervivum Braunii*, die an der Spitze eine kleine Rosette trugen. Der Versuch diente in der Hauptsache wieder der Bestimmung des Wasserdéplacements. Zehn Stück Ausläufer wurden im ganzen von der Mutterpflanze abgetrennt und zwar so, daß sie alle möglichst gleich groß waren, zehn dicht unter der Rosette durchschnitten, nachdem sie ebenso ausgesucht worden waren. Nach 14 Tagen waren die obersten Blätter an den unteren Teilen der durchschnittenen noch frisch, die Rosette dagegen fast vertrocknet, während bei den im ganzen gelassenen der ganze innere Rosettenteil turgeszent, die übrigen Blätter dagegen völlig trocken waren. Alle hatten etwa 65,5 % ihres Anfangsgewichtes verloren, wenn ich sie im ganzen wog. Bei den durchschnittenen hatten aber die oberen Teile 75,4 %, die unteren 41,7 % verloren.

Sempervivum Braunii (Ausläufer).

	I	II	Oben	Unten
19. Juni frisch	10,44 g	10,22 g	7,32 g	2,90 g
4. Juli gewelkt	3,60 g	3,49 g	1,80 g	1,69 g
Verlust in % des Frischgewichtes . .	65,4 %	65,7 %	75,4 %	41,7 %

Man sieht aus der Beschreibung und der Tabelle, daß an den im ganzen abgetrennten Ausläufern die unteren Blätter einen Teil ihres Wassers an die oberen abgaben und daß an den durchschnittenen die jungen Teile stärker transpiriert haben als die alten.

Noch ein Beispiel dafür, daß die zu erhaltenden Teile, hier die unreifen Früchte, die weniger wichtigen aussaugen, gaben mir die Blütensprosse von *Sempervivum arachnoïdeum*. An im ganzen aufgehängten Stücken zeigten sich nach 23 Tagen die Fruchtknoten stark angeschwollen, während sie an den in der Mitte durchschnittenen, bei denen an den oberen Teilen nur ganz kleine Blätter saßen, kaum dicker geworden waren. Ich schnitt nun auch erstere möglichst in gleicher Weise ab, wobei der Fehler nicht groß sein kann, weil der untere, trockene Teil wenig wog, nämlich Stücke von etwa 1 cm Länge, was die mögliche Ungenauigkeit wenigstens um das vierfache übertraf, nur 0,012 g. Beim Wägen fand ich, daß die oberen Teile dieser mit den angeschwollenen Früchten durchschnittlich 0,31, die der durchschnittenen 0,18 g wogen. Die Differenz ist sicher zum größten Teil auf Rechnung der Früchte zu setzen.

Folgende Pflanzen untersuchte ich auf ihre Fähigkeit, Wasser aus den alten in die wachsenden Teile zu transportieren. Sie zeigten sie alle, obwohl sie den verschiedensten Klassen und Familien angehören. Die mit einem Stern * versehenen zeigten die Erscheinung besonders schön.

Asparagus maritimus,
**Bryophyllum calycinum*,
Callisia repens,
**Cotyledon gibbiflora*,
* „ *Saxifraga*,
**Crassula spathulata*,
„ *tetragona*,
Cucurbita Pepo,
**Echeveria spec.*,
Euphorbia Myrsinites,
Helianthus annuus,
**Ipomoea purpurea*,
Isatis tinctoria,
Kleinia articulata,
**Mesembryanthemum edule*,
**Orchis latifolia*,
* „ *maculata*,
Pelargonium peltatum,
**Portulaca grandiflora*,
**Rhipsalis Cassytha*,
Ricinus communis,
**Rochea falcata*,
Rosa Centifolia,
Sambucus nigra,
Saxifraga Aizoon,
„ *Geum*,
„ *Hostii*,
**Sedum album*,
„ *Fabaria*,
* „ *reflexum*,

**Sempervivum arachnoïdeum*,	*Tradescantia fluminensis*,
* „ *Braunii*,	* „ *navicularis*,
* „ *glaucum*,	„ *virginica*,
* „ *Requienii*,	„ *zebrina*,
* „ *tectorum*,	*Vicia Faba*,
Solanum tuberosum,	*Zea Mays*.
Tradescantia discolor,	

Bei allen diesen fand ich, mehr oder weniger ausgeprägt, das Wasserdéplacement. Bei den *Orchideen* ist besonders die Widerstandsfähigkeit des unreifen Fruchtknotens gegen Trockenheit bemerkenswert, der dem Pressen fürs Herbar einen so großen Widerstand entgegensetzt. *Sedum album* fing nach vielen Wochen, als längst alle Blätter abgefallen waren, zu blühen an. Stücke von *Bryophyllum*, in einem großen Glaszylinder aufgehängt, bildeten an der Spitze fünf Internodien mit immer kleineren Blättern aus, während die älteren abgefallen waren, und der Stengel von unten her allmählich hohl und trocken wurde. *Echeveria* öffnete auch die Blüten, ebenso *Ipomoea*, wo die an der Spitze mit zunehmender Trockenheit immer kleiner wurden[1]).

Weiter operierte ich mit typischen Speicherorganen, den Knollen, Rüben und Zwiebeln. Daß diesen durch auswachsende Triebe Wasser entrissen werden kann, hat Nägeli für Kartoffelknollen beschrieben[2]). Er betont auch eine gewisse Polarität, ein Strömen des Wassers nach dem apikalen Ende, schon in der Knolle selbst.

Meine eigenen Versuche mit Reservestofforganen lassen sich nicht gut von den Untersuchungen der osmotischen Verhältnisse trennen. Ich habe ihnen daher im zweiten Teil ein besonderes Kapitel gewidmet.

C. Die osmotischen Verhältnisse beim Wassertransport in der welkenden Pflanze.

I. Theoretisches über die wirkenden Kräfte.

Als Ursache der in so zahlreichen Fällen beobachteten Wasserbewegung in welkenden Pflanzen könnte man mit einiger Wahr-

1) Vergleiche die Notiz von Hildebrand, Biologische Beobacht. Ber. der bot. Ges. XX, 8, 1902.

2) Nägeli, Sitzungsber. der bayer. Akademie 1861, I, p. 248.

scheinlichkeit die schon von Haberlandt[1]) herangezogene osmotische Saugkraft annehmen, falls sich ein Gefälle der Turgordrucke von der Spitze nach der Basis zu nachweisen ließe. Erst wenn das nicht der Fall wäre, müßte man zu einer Erklärung durch aktive Pumpwirkung lebender Zellen greifen.

Nun hat die im Zellsaft gelöste Substanz das Bestreben, ein Sinken des Turgors durch Wasseranziehung aus der Umgebung auszugleichen. Es wird also eine Wasserbewegung nach den verdunstenden Zellen hin eingeleitet werden, falls nicht eine osmotische Potentialdifferenz in umgekehrter Richtung dem entgegenwirkt.

Finden wir also in der Pflanze ein Steigen der Turgordrucke nach der wachsenden Spitze zu, so sind damit die physikalischen Bedingungen für die Wasserbewegung jedenfalls gegeben, und sie muß dann beim Transpirieren auch wirklich stattfinden; es fragt sich nur, ob diese Kräfte für die Erklärung der beobachteten Erscheinungen in Wirklichkeit ausreichen. Ausschalten kann man die Mitwirkung unberechenbarer Fähigkeiten lebender Zellen natürlich nie. Wenn daher nur in einem einzigen Falle ein Déplacement stattgefunden hätte, das rein physikalisch nicht erklärlich gewesen wäre, so wäre die Bedeutung auch der übrigen Resultate in Frage gestellt worden. Wie ich vorausschicken will, war das nirgends der Fall.

Denken wir uns zunächst zwei aneinander stoßende turgeszente Zellen im osmotischen Gleichgewicht und lassen wir die eine durch Verdunstung Wasser verlieren, so wird in ihr die molekulare Konzentration des Zellsaftes steigen, und sie wird daher der anderen solange Wasser zu entreißen suchen, bis in beiden derselbe Sättigungsgrad erreicht ist. Daher genügt in einem Gewebekomplex die durch ungleichen Wasserverlust veranlaßte lokale Konzentration des Zellsaftes, einen Nachschub des verdunsteten Wassers bis zum Gleichgewicht der Turgordrucke zu veranlassen. In den am stärksten transpirierenden Teilen wird der Turgor zuerst aufgehoben und die osmotische Saugkraft gesteigert, so daß den benachbarten Zellen Wasser entrissen wird, das diese wieder den nächsten entnehmen u. s. f. bis zu den letzten, die unmittelbar aus dem Substrat schöpfen. So kann ein Déplacement durch die sich bei ungleichem Wasserverlust von selbst einstellende Potentialdifferenz eingeleitet und fortgeführt werden, falls nur kein osmotisches Gefälle in um-

1) Vgl. p. 2.

gekehrter Richtung vorhanden ist. Besondere Hubkräfte sind dann theoretisch nicht zu fordern.

So ungefähr liegt die Sache bei den höheren Pflanzen auf der Strecke zwischen den Gefäßbündelenden und der transpirierenden Oberfläche, die bei den spezifischen Transpirationsorganen, den Blättern, durch die feine Verteilung der ersteren möglichst verkürzt ist, weil diese Art der Wasserbewegung an Ausgiebigkeit und Schnelligkeit erheblich hinter der in den Leitbahnen zurücksteht. Letztere hat bekanntlich noch keine ausreichende physikalische Erklärung gefunden, doch können wir dieses Problem hier nicht hereinziehen; es handelt sich jedenfalls immer um ein Nachsaugen des Wassers, mit oder ohne Einschaltung besonderer Leitbahnen. Die Mitwirkung dieser letzteren ist unter den in der welkenden Pflanze bestehenden Bedingungen nicht unbedingt zu fordern, doch kann dieser komplizierende Faktor auch nicht ganz ausgeschaltet werden.

Betrachten wir nun eine im feuchten Boden wurzelnde, transpirierende Pflanze, so wird in ihr voraussichtlich nie der maximale Turgeszenzzustand erreicht sein. Trotzdem wird, solange eine osmotische Potentialdifferenz benachbarter Zellen besteht, bis zum Ausgleich der Konzentration ein Wasserstrom in umgekehrter Richtung unterhalten. Wird in einer Zelle die Menge der gelösten Substanz erhöht, so wird das Gleichgewicht gestört. Doch wird schließlich dem Einstrom des Wassers der wachsende Gegendruck der Zellhaut Halt gebieten, so daß das osmotische Übergewicht gewisser Zellkomplexe nur dann eine Wasserbewegung verursachen wird, wenn keine Sättigung erreicht ist. Dieser Fall wird beim Welken besonders in Betracht kommen.

Sind in ein osmotisches Gefälle Komplexe gesättigter Zellen eingeschaltet, so werden diese an der Wasserbewegung von Stellen niedriger zu denen höherer Konzentration nichts ändern, und auch ihre absolute osmotische Energie wird nicht in Betracht kommen. Denken wir uns der Einfachheit halber eine Zelle auf der einen Seite mit reinem Wasser, auf der anderen mit einer Salzlösung in Berührung, so wird sie von der einen Seite sich zu sättigen bestrebt sein, von der anderen wird aber das Gleichgewicht beständig gestört, da dort ein geringerer Konzentrationsunterschied besteht, infolgedessen wird ein Wasserstrom durch die Zelle unterhalten. Der Fall trifft für die in feuchtem Boden befindlichen Wurzeln zu, überhaupt immer dann, wenn für genügende Wasserzufuhr gesorgt ist.

Lassen wir nun eine abgeschnittene Pflanze an der Luft liegen, so werden die oberflächlichen Zellen zunächst Wasser verlieren, sie werden daher den Nachbarzellen welches entreißen und diese wieder den ihren, die selbst nicht transpirieren. Doch wird das Nachsaugen des Wassers im Verlauf des Welkens beständig schwerer werden und schließlich nur da noch wirksam sein, wo der osmotische Druck den der wasserliefernden Komplexe beträchtlich übersteigt. Um einen Wasserverlust des Zellsaftes bis zu der für das Ansaugen nötigen molekularen Konzentration, der mit einem Verlust des Turgors verknüpft wäre, unnötig zu machen, muß infolgedessen von vornherein ein osmotisches Gefälle von den aussaugenden nach den auszusaugenden Geweben bestehen oder in der welkenden Pflanze erzeugt werden.

Eine Untersuchung der osmotischen Differenzen in der Pflanze sollte daher zeigen, ob sie ihrer Lokalisation nach für die Erklärung des Wassertransportes ausreichen. Falls die Potentialdifferenz in der erwarteten Richtung normalerweise vorhanden war, so fragte es sich weiter, ob sie beim Welken erhalten bleibt oder in irgend welcher Richtung abweicht. War sie im statischen Zustand nicht vorhanden, so konnte sie immer noch beim Welken auftreten.

Die erste Aufgabe war somit, die normalen osmotischen Verhältnisse klarzulegen. Ferner mußte ich die Umstände studieren, die sie zu verschieben imstande sind, und auf dieser Grundlage konnten dann die Vorgänge in der welkenden Pflanze untersucht und auf ihre physikalischen und physiologischen Ursachen zurückgeführt werden.

II. Die normalen osmotischen Verhältnisse.

Die Angaben über die osmotischen Verhältnisse in der normal mit Wasser versorgten Pflanze, die in der Literatur zu finden sind, verdanken ihre Entstehung meistenteils den von Sachs angeregten Untersuchungen über die Mechanik des Wachstums und ihre Beziehung zur Turgordehnung der Zellwand [1]).

1) De Vries, Die mechanischen Ursachen der Zellstreckung 1877 und Analyse der Turgorkraft. Jahrb. 1884, Bd. 20. — Wortmann, Beiträge zur Physiologie des Wachstums. Bot. Zeit. 1889. — Schwendener und Krabbe, Beziehungen zwischen dem Maß der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe. Jahrb. 1892, Bd. 28. — Reinhardt, Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachtums der Zellmembran. Festschrift für Schwendener, Berlin 1899.

Die für mich wichtigen Angaben prüfte ich nach, um eine sichere Basis für die weiteren Untersuchungen zu gewinnen, da sich der Turgordruck auch in der als normal zu betrachtenden Pflanze als ziemlich beeinflußbar und innerhalb gewisser Grenzen veränderlich erwies. Dabei blieben überall die allerjüngsten Teile am Vegetationspunkt unberücksichtigt, da sich von ihnen weder die genügende Anzahl Schnitte gewinnen, noch sie sich plasmolysieren lassen, weil sie in der Salzlösung schnell absterben. Ich verglich stets in Streckung begriffene mit ausgewachsenen Teilen und zwar, wo nicht ausdrücklich anders bemerkt, entsprechende Organe, also junge mit alten Blättern, junge mit alten Internodien, und in diesen wieder die entsprechenden parenchymatösen Gewebe. Letzteres deshalb, weil nebeneinander befindliche Zellen, die verschiedenen Geweben angehören oder in einheitlichen Geweben verstreute Idioblasten oft beträchtlich abweichende Werte ergeben. Welche Zellen und Gewebe zum Vergleich geeignet sind, bei welchen also der Normalturgor und die Abweichungen durch äußere Einflüsse am schärfsten geregelt sind, das läßt sich nicht allgemein, sondern nur von Fall zu Fall entscheiden, wobei große Sorgfalt und häufige Nachprüfung erforderlich ist. Daher werden meine Zahlenangaben vielleicht nicht so zahlreich sein als man erwarten könnte, doch ist jede das Ergebnis mehrerer Messungen und genau auf ihre Richtigkeit geprüft.

Zur Messung der Turgordrucke benutzte ich die plasmolytische Methode. Längsschnitte aus den zu untersuchenden Organen wurden in Stöpselgläschen von ca. 20 ccm Inhalt gebracht, in denen sich die entsprechende Vergleichslösung befand. Unter der Luftpumpe wurde dann die die Beobachtung störende Luft ausgetrieben, wodurch auch ein schnelleres Eindringen der plasmolysierenden Salpeterlösung gewonnen wurde. Ich stellte meine plasmolytischen Lösungen durch volumetrische Verdünnung einer Salpeternormallösung her, die 101 g KNO_3 auf 1000 ccm Lösung enthielt und gebe alle osmotischen Werte in Prozenten dieser Normallösung. Meine Zahlen geben daher die Drucke in hundertstel Normallösung (angenähert in Promille) oder $^1/_{10}$ is nach Pantanelli[1]). Die Lösungen, die ich anwandte, differierten meist um 2 % meiner Salpeternormallösung, da nach meinen Erfahrungen wegen zu großer individueller Schwankungen eine größere Genauigkeit mit der plasmolytischen Methode nicht zu erreichen war.

1) Pantanelli, Turgorregulation bei Schimmelpilzen, Jahrb. 1904, Bd. 40, p. 306.

Was die in deren Natur liegenden Fehlerquellen anlangt, so war vor allem zu beachten, daß ich gewöhnlich kleinere Zellen mit größeren verglich und daß diese scheinbar höhere Werte geben können als letztere, sowie daß überhaupt mit der Kleinheit der Zellen die Genauigkeit der plasmolytischen Bestimmung sinkt. Dieser Fehler kommt daher, daß bei kleinen Zellen der Minimalabhub des Plasmas, der die Isotonie der Außenlösung anzeigen soll, einen größeren Teil des Gesamtvolumens der Zelle ausmacht als bei großen. So wird die Ungenauigkeit vergrößert, die dadurch entsteht, daß eine Konzentration der plasmolysierenden Lösung als isosmotisch angenommen wird, die schon eine Abhebung des Plasmas verursacht. Denn es nimmt bei kleinen Zellen durch Entziehung derselben Wassermenge die Konzentration des Zellsaftes in höherer Proportion zu als bei großen. Doch konnte bei Berücksichtigung dieser Fehlerquelle die Ungenauigkeit nie so groß werden, daß meine Resultate in Frage gestellt wurden. Nehmen wir selbst an, daß der Minimalabhub in der großen Zelle ein Hundertstel des Volumens erreichte, so würde in dieser zB. statt des wirklichen Turgordruckes von 20 % ein solcher von 20,2 % gefunden werden. In einer nur den achten Teil so großen würde derselbe Abhub $^{8}/_{100}$ des Gesamtvolumens ausmachen und somit eine Erhöhung des plasmolytischen Wertes auf 21,6 % vortäuschen. Das gäbe nicht ganz zu vernachlässigende Fehler; da aber die gewählten Zahlen entschieden zu hoch gegriffen sind, auch die gefundenen Differenzen stets mehr als 2 % betragen, übersteigt die Ungenauigkeit nicht die zulässige Grenze.

Im folgenden findet man die Resultate, die ich bei Untersuchung der statischen oder Normalturgorverhältnisse in einigen, beliebig herausgegriffenen, wachsenden Pflanzen fand. Dabei richtete sich mein Augenmerk vor allem auf das Verhältnis der osmotischen Drucke in Basis und Spitze, um die beiden Pole festzulegen, zwischen denen sich die anderen Werte hielten, und die die Anfangs- und Endpunkte der Wasserbewegung bezeichneten. Ich konnte mich damit begnügen, da ich bald herausfand, daß der Turgordruck vom Vegetationspunkte aus rasch fällt, um dann annähernd konstant zu bleiben. Das sieht man schon aus dem ersten Beispiele, wenn man berücksichtigt, daß auch die Größenabnahme der Blätter nach der Basis zu immer allmählicher wird. Bei *Sedum spectabile* war der Turgor (im Juni) im Parenchym der angeschwollenen Blattbasis:

Bei ausgewachsenen Blättern von

	5—5½ cm Länge . . .	18—20 %,
bei jungen von	3 „ „ . . .	24—26 „
„ „ „	2—2½ „ „ . . .	30 „
„ „ „	1—1½ „ „ . . .	38 „.

Ferner war der plasmolytische Grenzwert bei jungen Keimlingen von *Lupinus albus* (im Winter)

im Hypokotyl	20 %,
im kurzen Epikotyl	24—26 „;

in Internodien von *Vicia Faba* (im Sommer)

bei den untersten	20—22 %,
„ „ obersten	28—30 „;

bei Keimlingen von *Helianthus annuus* (im Winter)

im Hypokotyl	18—20 %,
im Epikotyl	26 „;

bei frisch aus dem feuchten Gewächshaus geholten Sprossen von *Tradescantia fluminensis* (im Winter)

in den obersten Internodien	22—24 %,
„ „ untersten „	10—12 „;

bei *Sempervivum Braunii* stieg der Turgordruck von den äußersten Rosettenblättern von 3—3½ cm Länge, wo er etwa 20—22 % betrug, zu den innersten von 0,6—1 cm Länge, wo er 30—32 % erreichte.

In allen diesen Fällen zeigte sich, wie man aus den angeführten Daten sieht, daß der Turgordruck von der Basis nach der wachsenden Spitze hin zunimmt. Doch fand ich auch Pflanzen, bei denen sich keine Differenzen nachweisen ließen, sei es, daß wirklich gar keine vorhanden waren, oder daß sie zu klein waren, um mit meiner Methode nachgewiesen zu werden. So verhielten sich mehrere stark fleischige Sukkulenten, die in mehrfacher Hinsicht Abweichungen von den im übrigen gefundenen Regeln ergaben, zB. *Cotyledon gibbiflora* und *Rochea falcata*.

Ferner bildete eine Ausnahme von der gefundenen Regel *Phaseolus vulgaris*, bei dem sogar sehr häufig das umgekehrte Verhalten zutrifft. Die plasmolytischen Grenzwerte schwanken stark, doch waren sie durchschnittlich nach meinen Bestimmungen

an der Basis . . .	26 %,
„ „ Spitze . . .	22 %.

Stange[1]) fand für eine in salpeterhaltigem Boden gewachsene Kultur

an der Basis . . . 0,60,
„ „ Spitze . . . 0,55 aequ.

Es gelang mir auch bei dieser Pflanze nie ein Aussaugen der alten Blätter herbeizuführen, im Gegenteil vertrocknete der oberste Teil bis zum ersten ausgebildeten Blattpaare sehr schnell.

Meistens aber war ein Steigen des Turgordruckes von der Basis nach der Zone der Zellstreckung hin deutlich zu beobachten, sodaß also schon unter normalen Verhältnissen die Bedingungen für einen osmotischen Wassertransport nach der wachsenden Spitze vorhanden waren. Daraus aber ging noch nicht das Verhalten beim Welken hervor, es konnten durch Veränderung der Bedingungen, durch so gewaltsame Eingriffe, wie sie das Abschneiden und Welkenlassen sind, die osmotischen Kräfte möglicherweise in jeder Richtung verschoben werden. Daher konnte nur eine genaue Untersuchung der Verhältnisse, die einen Einfluß auf den Turgor haben können, lehren, wie weit die Turgordrucke überhaupt konstante Größen darstellen und wie weit daher die gewonnenen Resultate über die normalen osmotischen Verhältnisse maßgebend für die Wasserbewegung in der welkenden Pflanze sind.

Außerdem mußte eine solche Voruntersuchung der Abhängigkeit der Turgorhöhe von äußeren Bedingungen lehren, auf welche Fehlerquellen besonders zu achten war, und wie der Vorgang einer Veränderung der Turgordrucke im allgemeinen zu deuten ist.

III. Abhängigkeit der Turgorhöhe von äußeren Einflüssen.

Bei Gewinnung der mitgeteilten Daten über die „normalen“ Turgorverhältnisse zeigte sich schon eine gewisse Abhängigkeit von äußeren Umständen. Diese mußten daher sorgfältig berücksichtigt werden, um nicht die Quelle zahlreicher Fehler zu werden. Hierzu ist die Literatur weit umfangreicher als zu den statischen Verhältnissen. Es handelt sich in der Hauptsache um den Einfluß von 1. Beleuchtung, 2. Wärme, 3. Substratkonzentration und 4. um mechanische Eingriffe. Suchen wir nach einem Leitfaden, der uns durch das Gewirr der verschiedenen, eine Verschiebung

1) Stange, Beziehungen zwischen Substratkonzentration, Turgor und Wachstum bei einigen phanerogamen Pflanzen. Botan. Ztg. 1892, p. 298.

des Turgorwertes bewirkenden Anstöße führen soll, so bietet sich die von Pfeffer[1]) angedeutete, von Copeland[2]) ausgeführte Vermutung dar, nach der die Veränderungen des osmotischen Druckes mit der Geschwindigkeit des Längenwachstums zusammenhängen sollen, indem Hemmung des Wachstums mit Turgorerhöhung, Beschleunigung mit Depression verknüpft wäre. Es ließe sich das so erklären, daß bei einer Sistierung des Wachstums die Produktion osmotisch wirksamer Substanz weiter ginge, während der Verbrauch und die Verteilung auf ein größeres Volumen verhindert ist. Danach müßte jede Wachstumshemmung, falls nicht sofortige Regulation durch Einschränkung der Produktion an osmotischen Stoffen eintritt, eine Erhöhung des Turgordruckes herbeiführen. Wie man sieht, mußte ich in diesen Satz schon eine Einschränkung einführen. Es handelt sich eben darum, in wieweit bei Verzögerung des Wachstums Regulation in der Stoffproduktion eintritt und in wieweit ihr Ausbleiben entweder teleologisch deutbar oder offenbar zwecklose, wenn auch vielleicht unschädliche Nebenreaktion ist. Diese Bestimmung ist für unsere Frage von Bedeutung; denn sie wirft ein Licht darauf, was an den bei mangelnder Wasserzufuhr beobachteten Turgorerscheinungen auf einen Endzweck hinweist und was zwar kausal begründete, sonst aber nicht bedeutsame Folge der durch die Trockenheit gegebenen Wachstumsbedingungen ist.

Für die innere Verknüpfung von Wachstumsgeschwindigkeit und Turgorhöhe (ohne daß ich zunächst über den näheren kausalen Zusammenhang etwas sagen möchte, was Ursache und was unmittelbare Wirkung ist) scheint mir zu sprechen, daß die verschiedensten Einflüsse, die eine Verzögerung resp. Beschleunigung des Wachstums verursachen, auch eine Turgorsteigerung resp. Depression zur Folge haben.

1. Was den Einfluß der Beleuchtung betrifft, so ist bekannt, daß etiolierte Sprosse einen etwas niedrigeren Turgor haben, als am Licht gewachsene[3]). Aber nicht nur völlige Dunkelheit wirkt in dem angegebenen Sinne; sondern auch im Winter, im geheizten Gewächshaus gezogene Pflanzen wiesen niedrigere Turgordrucke auf als gut beleuchtete, im Sommer gewachsene.

---

1) Pfeffer, Energetik 1892, p. 228.

2) Copeland, Über den Einfluß von Licht und Temperatur auf den Turgor, Haller Dissert. 1896, p. 22 u. 25.

3) De Vries, Analyse der Turgorkraft, Jahrb. 1884, Bd. 20, p. 11. — Copeland, l. c., p. 39.

		Winter	Sommer
Cucurbita Pepo	Hypokotyl	20 %	24—26 %
Lupinus albus	„	20 %	24 %
Rochea falcata	i. d. Blättern	14—16 %	20—22 %
Cotyledon gibbiflora	„	18 %	22 %

Das Etiolement ist ja keine scharf umschriebene Erscheinung, es geht vielmehr durch alle Abstufungen in die normale Wachstumsweise über. Tritt der entgegengesetzte Einfluß, intensive Beleuchtung, ein, so bildet sich der Habitus heraus, der die typische Hochgebirgspflanze auszeichnet: Gestauchte Internodien, dicke Blätter, große Blüten, ein Gegenstück zu dem Aussehen etiolierter Pflanzen. Daß das Licht als Reiz unmittelbar auf den Turgor wirkt, ist nicht wahrscheinlich. Dagegen kann die Anregung oder Verhinderung der Transpiration und Assimilation zu der Beeinflussung des Wachstums in seiner Wirkung auf die Turgorhöhe hinzukommen.

2. Über die Beziehungen zwischen Turgor und Wärme existieren mehrere Arbeiten[1]). Die wichtigste Angabe aber befindet sich bei Pfeffer[2]), auf die dann Copeland[3]) seine umfassenderen Untersuchungen gestützt hat. Danach hat sowohl ultramaximale als inframinimale Temperatur eine Turgorerhöhung im Gefolge, d. h. bei den Temperaturen, wo das Wachstum gehemmt ist, tritt auch eine Steigerung des osmotischen Druckes auf. Wie sich der Turgor in dem zwischen Minimum und Optimum liegenden Gebiet verhält, bleibt noch zu untersuchen.

3. Erhöhung der osmotischen Energie des Substrates erzeugt ebenfalls neben einer Retardation des Wachstums eine Turgorsteigerung[4]), wie durch zahlreiche Arbeiten festgestellt ist. In welchem kausalen Verhältnis Erschwerung der Wasseraufnahme,

1) Krabbe, Über den Einfluß der Temperatur auf die osmotischen Prozesse lebender Zellen, Jahrb. 1896, Bd. 32. — Rysselberghe, Influence de la Température sur la Perméabilité du Protoplasma. Bull. de l'Ac. d. Belg. 1899 u. 1901.

2) Pfeffer, Druck und Arbeitsleistung 1893, p. 304.

3) Copeland, l. c.

4) Eschenhagen, Einfluß der Lösungen verschiedener Konzentration auf Schimmelpilze, Leipzig, Dissert. 1889. — Stange, Beziehungen zwischen Substratkonzentration, Turgor und Wachstum bei einigen phanerogamen Pflanzen, Botan. Zeit. 1892, p. 253. — Mayenburg, Lösungskonzentration und Turgorregulierung bei den Schimmelpilzen, Jahrb. 1901, Bd. 37. — Pantanelli, Turgorregulation bei Schimmelpilzen, Jahrb. 1904, Bd 40. — Swellengrebel, Über Plasmolyse und Turgorregulation der Preßhefe, Bakter. Zentralbl. 1905, p. 374.

Erhöhung des Turgors und Verzögerung des Wachstums stehen, ist hier besonders schwer zu sagen, jedenfalls wieder Verknüpfung der letzten beiden Faktoren.

4. Ferner gehören hierher die Turgorerhöhungen durch mechanische Eingriffe, die Pfeffer durch Eingipsen wachsender Organe [1]) und durch Verhinderung der geotropischen Aufrichtung [2]), Hegler durch Zug in der Längsrichtung [3]) erzielten; denn in diesen Fällen trat auch eine Verzögerung des Wachstums ein.

Copeland gibt zur Bekräftigung der aus seinen Experimenten gefolgerten Theorie nur eine Wiederholung der Pfefferschen Gipsversuche. Ohne seinen Schlußfolgerungen ganz beizustimmen, kann ich doch nicht umhin, in einigen meiner Erfahrungen Belege wenigstens für einen gewissen Zusammenhang zwischen Wachstumsschnelligkeit und Turgorhöhe zu sehen.

1. Verhinderung des Wachstums durch Giftwirkung lag offenbar vor, wenn Keimlinge, die ich in Wasser zog, das aus einer Kupferblase destilliert worden war, bedeutend hinter Vergleichsexemplaren in Leitungswasser zurückblieben. Ursprünglich hatte ich den Versuch, da ich von dem analytisch nicht nachweisbaren Kupfergehalt nichts wußte, zu einem andern Zweck angestellt, doch lieferte er mir schließlich einen erwünschten Beitrag zur Bestätigung des erwähnten Zusammenhanges, denn *Cucurbita*-Keimlinge, die durch die Giftwirkung im Wachstum gehindert wurden, zeigten im Hypokotyl höhere Turgorwerte als gleich alte ohne Gift gezogene. Ganz besonders wurden die Wurzeln durch die geringen Spuren Kupfer gestört, offenbar weil ihre Zellen es unmittelbar aufnahmen, während die des Sprosses nur sekundär geschädigt wurden. Gerade deshalb aber beschränkte sich meine Untersuchung auf die Hypokotyle:

Cucurbita Pepo (13.—21. Juli)

	Länge des Hypokotyls	Turgor unten	Turgor oben
— etioliert —			
Leitungswasser	36 cm	12 %	18 %
Destilliertes Wasser . .	6 cm	20 %	24 %
— am Licht —			
Leitungswasser	11 cm	18 %	20 %
Destilliertes Wasser . .	5 cm	22 %	26 %

1) Pfeffer, Druck und Arbeitsleistung 1893, p. 292.
2) Ebenda p. 388.
3) Hegler, Über den Einfluß des mechanischen Zuges auf das Wachstum der Pflanzen, Cohn's Beiträge 1893, p. 411.

2. Mangel an Stickstoff-Nahrung war augenscheinlich die Ursache, daß Keimlinge von *Lupinus albus* im Topf, die keine Wurzelknöllchen gebildet hatten, bald zu wachsen aufhörten, indem mit Ausnahme des ersten Internodiums keine weiter zur Entwickelung gelangten. Auch hier nahm der Turgor zu, und zwar von dem Augenblick an, wo die Streckung des Hypokotyls ihr Ende erreicht hatte, wo also vermutlich der Stickstoff aus dem Samen aufgezehrt war: Er war bei Exemplaren, deren Hypokotyl $5^1/_2$—6 cm lang war,

vor Sistierung des Wachstums . .	24 %
nach drei Wochen	34 %
nach fünf Wochen	44 %
nach zehn Wochen	60 %.

3. Mangel an Wasser veranlaßt ebenfalls eine Retardation des Wachstums und eine Turgorschwellung. So fand schon de Vries[1]) für *Helianthus tuberosus*

nach mehreren trockenen Tagen	0,23 aequ.
einige Tage gegossen	0,18 aequ.

Meine eigenen Resultate gibt in etwas umfangreicherer Weise, weil es sich hier um Einfluß von Wassermangel, also ein dem Hauptthema naheliegendes Gebiet handelt, die nachstehende Tabelle. Es sind da, wo gleiche Maße angegeben sind, die Keimlinge danach zum Vergleich ausgesucht worden, also bei *Lupinus* und *Cucurbita* in der zweiten Reihe; sonst handelt es sich überall um gleichaltrige Pflanzen. Ich habe also in der Tabelle das eine Mal (Winter und Sommer 1.) gleichalte, das andere (Sommer 2.) gleichgrosse Keimlinge aus trockenem und normal gegossenem Boden nebeneinander gestellt, weil es theoretisch kaum zu entscheiden ist, welche Art des Vergleiches den Tatsachen besser entspricht und das zu Beweisende klarer ausdrückt. Die Vergleichsdaten wurden der Übersichtlichkeit wegen zweimal aufgeführt, sodaß unter „trocken“ die Angaben für „Sommer 1“ und „Sommer 2“ übereinstimmen. (Tabelle s. p. 29.)

Überall zeigt sich bei den trocken gehaltenen Pflanzen ein höherer Turgor, und zwar sowohl beim Vergleich gleichaltriger als gleichgroßer Keimlinge, ein Resultat, das dem völlig entspricht, das in Salzlösungen gezogene Pflanzen ergaben. Ich kann Stange[2]) nicht beipflichten, wenn er meint, es sei „gewagt, die Einwirkung

1) De Vries, Analyse der Turgorkraft, Jahrb. Bd. 20, 1884, p. 561.
2) Stange, l. c., p. 364.

H. C. = Hypokotyl, G. L. = Gesamtlänge.

	Jahreszeit	Trocken		Normal	
		Länge cm	Turgor %	Länge cm	Turgor %
Lupinus albus	Winter	H. C. 4	32—34	H. C. $6^1/_2$	20
	Sommer 1.	H. C. 4—$4^1/_2$	66—70	H. C. 4—$4^1/_2$	24
	Sommer 2.	H. C. 4—$4^1/_2$	66—70	H. C. 6 G. L. 13	44
Cucurbita Pepo	Winter	H. C. 3—5	36—40	H. C. 18—20	20
	Sommer 1.	H. C. 5—7	40—44	H. C. 5—7	24
	Sommer 2.	H. C. 5—7	40—44	H. C. 7—8 G. L. 25—30	24
Helianthus annuus	Sommer 1.	H. C. 2—4	40—42	H. C. 8 G. L. 32	24
	Sommer 2.	H. C. 2—4	40—42	H. C. $2^1/_2$—4	24

konzentrierter Salzlösungen auf das Längenwachstum mit dem Erfolge von Wasserverlust durch vermehrte Transpiration oder Wassermangel in trockenem Boden vergleichen zu wollen, weil unbekannt in welcher spezifischen Weise Salzlösungen in den Chemismus der Zelle eingreifen". Gewiß werden sich Differenzen in der Wirkungsweise der beiden Agentien ergeben, doch ist die Analogie sehr groß; denn wir wissen, daß die Wirkung von Salzlösungen auf ihren osmotischen Eigenschaften, also auf der Erschwerung der Wasseraufnahme, und erst in zweiter Linie auf ihrer chemischen Natur beruht (solange sie nicht direkt giftig wirken). Das eine Mal hat die osmotische Energie der Wurzelzellen gegen die gleichsinnige Kraft der Salzlösung, das andere Mal gegen die wasseranziehende Kraft des austrocknenden Bodens zu wirken. Da die Verringerung des Wachstums und die Erhöhung des Turgordruckes der Konzentration der Nährlösung ebenso wie dem Grade der Trockenheit des Bodens proportional gehen, können wir wohl von einer Erschwerung der Wasseraufnahme in beiden Fällen, also von weitgehender Analogie sprechen. Dieser Meinung ist auch Schimper[1]), der in seinen Untersuchungen über die Lebensbedingungen der Halophyten Experimente über die Einwirkung von Salzlösungen gemacht hat.

Wir sehen, wie viele, im selben Sinne wirkende Einflüsse für einen gewissen Zusammenhang zwischen Verzögerung des Wachstums und Steigen des Turgors sprechen. Man könnte auch noch

1) Schimper, Botan. Mitteilungen aus den Tropen, Jena 1891. Die indomalayische Strandflora, p. 37.

weiter gehen und annehmen, daß die beiden durch die verschiedensten Einflüsse gleichzeitig hervorgebrachten Wirkungen wieder ihrerseits im Zusammenhang von Ursache und Folge stehen, indem die mit der Wachstumhemmung verknüpfte Verminderung der Volumzunahme zu einer Anhäufung der in derselben Menge weiter produzierten osmotischen Substanz führte. Diese Erklärungsweise ist auch vorläufig und für gewisse Zwecke recht brauchbar, nur erscheint sie mir in der Form, wie sie Copeland ausgesprochen hat, zu grob mechanisch. Man muß ihr entgegenhalten, daß sie ziemlich heterogene Dinge zusammenbringt. Denn offenbar ist die mechanische Wachstumshemmung physiologisch etwas anderes als die übrigen Erscheinungen, bei denen das Wachstum der Zellen durch irgend welche „inneren" Ursachen gestört wird. In dem ersten Falle ist es klar, daß die Störung des Wachstums das primäre ist, und daß sie sekundär entweder durch Reizwirkung oder nach Copelands Annahme durch Anhäufung die Turgorsteigerung verursacht. Im andern Falle aber wissen wir nicht, was die unmittelbare Ursache der Verzögerung des Wachstums ist, es könnte sogar, wie Hegler annimmt, eben die durch äußere Reize bewirkte Turgorsteigerung sein.

Reguliert muß ja die Produktion osmotisch wirksamer Substanz stets werden[1]). Auch wenn eine äußere Wachstumshemmung mit einem Steigen des Turgordruckes verknüpft ist, geht dieses nicht beständig weiter, sondern erlangt allmählich sein Maximum. Dieses kann bei verschiedenen Pflanzen sowohl in der Höhe, als auch in der Zeit, die zu seiner Erreichung nötig ist, beträchtlich differieren. Differenzen in der Regulationsfähigkeit und verschiedene Lage des Maximums zeigen auch die Versuche Copeland's. Auch fand Pfeffer[2]), daß bei gewissen Pflanzen die mechanische Hemmung des Wachstums oder der geotropischen Krümmung keine Turgorschwellung verursacht, daß also dort die Produktion osmotisch wirksamer Substanz sofort eingestellt wird. Wir können uns mithin denken, daß die in Copelands Versuchen wahrscheinlich zwecklosen, eine Nebenwirkung darstellenden Turgorsteigerungen in andern Fällen in den Dienst gewisser Verrichtungen, wie mechanischer Druck, Herbeischaffung von Wasser, gestellt werden, in wieder anderen aber gänzlich wegfallen. Genau können wir die

1) Pfeffer, Druck und Arbeitsleistung 1893, p. 303.
2) Ebenda, p. 292 u. 388.

Zusammenhänge allerdings noch nicht durchschauen. Daß eine Turgorsteigerung unterbleibt, habe auch ich in einzelnen Fällen beobachtet, und zwar bei solchen Pflanzen, die stets langsam wachsen, und bei denen an eine Wasseraufnahme aus dem Boden in der trockenen Jahreszeit doch nicht zu denken ist, die auch genügend mit gespeichertem Wasser versehen sind, um sie zu überstehen.

Wie ich oben zeigte, weisen Pflanzen, die von Anfang an trocken kultiviert werden, höhere plasmolytische Werte auf, als feuchter gehaltene. Es konnte auch durch noch größere Wasserentbehrungen ein weiteres Steigen des Turgors veranlaßt werden. Doch gehört das schon zu den Erscheinungen beim Welken, denen der nächste Abschnitt gewidmet ist.

Eine Zeitlang machte ich auch Versuche, in denen die Wasserversorgung von Keimlingen genau kontrolliert wurde, um zahlenmäßig schärfer präzisierte Angaben über das Verhältnis von Wasserversorgung und Turgorhöhe zu gewinnen. Ich trocknete die Erde bei 18° im Zimmer und fügte das Wasser in entsprechender Menge nach Gewicht hinzu. Täglich wurden dann die Töpfe auf der Transpirationswage durch Hinzufügung von Wasser auf das Anfangsgewicht gebracht. Doch ergaben diese Versuche nichts neues, da die individuellen Schwankungen zu stark waren, als daß feinere Ausschläge hätten nachgewiesen werden können. Nur wo die Unterschiede so groß wurden, daß deutlich die weniger gegossenen Pflanzen im Wachstum gegen die feuchteren zurückblieben, zeigten sich auch Turgordifferenzen. Diese gröberen Stufen waren aber durch bloßes Abschätzen der Wasserrationen ebensogut zu erreichen. Es folgen die innerhalb verhältnismäßig enger Grenzen verschiebbaren Turgordrucke nicht mit solcher Feinheit den Differenzen in der Bodenfeuchtigkeit. Deshalb gab ich die Versuche bald auf, will aber doch einige von den erhaltenen Zahlen hersetzen, um einen Begriff von dem zahlenmäßigen Verhältnis von Wassergehalt und Turgorhöhe zu geben.

Wassergehalt des Bodens	10 %		20 %	
	Länge	Turgor	Länge	Turgor
Helianthus annuus	12 cm	24 %	12 cm	20 %
Pisum sativum	10½ cm	24 %	15 cm	20 %

Da es beim Austrocknen des Bodens zunächst die Wurzeln sind, die davon betroffen werden, und die so lange als möglich dafür zu sorgen haben, daß Wasser aufgenommen wird, suchte ich einige Daten über deren Verhalten bei erschwerter Wasseraufnahme zu bekommen. Bei in Erde gewachsenen Wurzeln waren die feinen Wurzelspitzen, auf die es mir vor allem ankam, nicht zu verwenden. Ich mußte mich also mit feuchter Luft und Salzlösungen als Medien begnügen. Da zeigte sich denn, daß Wurzeln, die an aufgehängten Sprossen in feuchter Luft gewachsen waren, höhere Turgorwerte zeigten, als solche aus Wasser und etwa solchen aus einprozentiger Salpeterlösung entsprachen:

Tradescantia fluminensis.

	Untere Internodien	Obere Internodien	Wurzelspitzen
Wasser	6—10 %	14 %	20 %
½ % KNO_3	16 %	24 %	24 %
1 % KNO_3	26 %	32 %	28 %
Feuchte Luft . . .	10 %	16 %	28 %

Daß hierbei nicht die feuchte Luft oder der Mangel an tropfbar flüssigem Wasser auf die Wurzeln unmittelbar als Reiz wirkte, zeigte sich bei in die Luft getriebenen Wurzeln von Sprossen, die unten Wasser aufnehmen konnten, indem diese keinen höheren Turgorwert aufwiesen als unmittelbar im Wasser gewachsene. Sie hatten 20 % wie diese.

Dasselbe war bei *Cucurbita* der Fall:

Wurzeln in Wasser . . . . . 24 %,
in feuchter Luft . . . . . 36 %,
Sprosse unten in Wasser, Wurzeln
in Luft, letztere . . . . . 26 %.

Was die Erhöhung des Turgors verursacht, ist mithin der Mangel an Wasser als solcher, nicht die Transpirationsgröße.

Da ich bei den später beschriebenen Versuchen, um ein Auswachsen von Achselknospen zu veranlassen, öfters die zu verwendenden Sprosse köpfte, mußte auch untersucht werden, ob nicht solche Verwundung und plötzliches Abschneiden des Saftstromes eine Veränderung des Turgors verursache. Das war nicht der Fall. Beim Dekapitieren junger Keimlinge über den Kotyledonen kann der Turgor allerdings ein wenig steigen, aber nur, wenn jede

frisch auswachsende Knospe sofort entfernt wird. Schneidet man auch die Kotyledonen ab, so geht das Hypokotyl sehr bald zugrunde. Der Erfolg war wenig ermutigend für ein weiteres Eingehen, Fehler konnten aus dieser Quelle nicht entspringen.

Ich habe nun wohl alle Verhältnisse erledigt, die unter den Versuchsbedingungen möglicherweise einen Einfluß auf die Höhe des Turgordruckes haben können, und die daher berücksichtigt werden mußten und kann zur Behandlung des Hauptpunktes, den osmotischen Verhältnissen beim Wassertransport in welkenden Pflanzen übergehen.

IV. Turgorverhältnisse in welkenden Sprossen.

Wie ich oben hervorgehoben habe, sind in den meisten Pflanzen schon im normalen Zustande die Bedingungen für eine die jungen Teile begünstigende Wasserbewegung gegeben. Zwei Faktoren sind es, die dahin wirken. Einmal die durch geringere Transpiration bewahrte Wasserfülle der älteren Blätter, dann die stärkere osmotische Saugkraft der jüngeren Teile, der Gipfelknospe vor allem und der Seitentriebe. Wiesner[1]) hat versucht, die korrelative Beeinflussung von Knospen und Tragblättern, sowie von Gipfel- und Seitenknospen auf ihre Wasserversorgung, auf eine „Absaugung des Saftes“ durch die sich entwickelnden Teile zurückzuführen. Sicher sind da noch andere Faktoren im Spiel[2]). Doch ist in den von mir untersuchten Fällen an der wichtigen Rolle, die die Wasserversorgung spielt, nicht zu zweifeln. Denn woher sollte die austreibende Knospe einer trocken aufgehängten Sukkulente ihr Wasser nehmen, als aus den gleichzeitig schrumpfenden Blättern? Und wenn wir sehen, daß nach Abschneiden des Gipfels ein oder mehrere Seitentriebe hervorkommen, so ist eben das Wasser in diese geströmt. Doch kann ich der Wiesnerschen Ansicht nicht beistimmen, daß die Wasserversorgung das Primäre, das Austreiben oder Stillstehen der Knospen die mechanische Folge ist. Daß wir eine innere Reizverkettung vor uns haben, wenn an einem dekapitierten Sproß die Seitenknospen sich entwickeln, dafür spricht zB. die Analogie mit dem Ersatz der entfernten Wurzelspitze durch eine geotropisch umgestimmte Nebenwurzel. Die Wasserverteilung

1) Wiesner, Der absteigende Saftstrom und dessen physiologische Bedeutung, Botan. Zeit. 1889.

2) Goebel, Organographie der Pflanzen 1898—1901, p. 179.

wäre dann erst die sekundäre Folge der durch das Austreiben gegebenen physikalischen Bedingungen. Solange wir nichts besseres wissen und uns doch nicht auf die Konstatierung der Tatsache beschränken wollen, sind hier nur teleologische Deutungen am Platze. Besonders auch, da die mechanische Erklärung Wiesners schon dadurch widerlegt wird, daß die stärkere Transpiration der älteren Blätter, die er als Beweismittel heranzieht, nach meinen Untersuchungen nicht vorhanden ist, wenigstens wenn wir den Wasserverlust auf gleiches Volumen berechnen, was für diesen Fall, da es auf das Verhältnis der Transpiration zum Wassergehalt ankommt, das allein richtige ist.

Die Ursache also des Austreibens kann ich in der Wasserbewegung nicht sehen; wohl aber seine Folge. Die mechanischen Ursachen aller dieser Korrelationen bleiben uns verschlossen, Ernährungsbedingungen, allgemeiner ausgedrückt, reichen zur Erklärung nicht aus[1]). Wir können mithin nur sagen, daß das Dekapitieren als Reiz auf die Seitenknospen wirkt, der sie zur Entwicklung treibt, und daß gleichzeitig durch Produktion osmotisch wirksamer Substanz die dazu unentbehrliche Wasserbewegung eingeleitet wird. Über die Art des Reizes und die kausale Verkettung der Einzelerscheinungen können wir noch nichts Bestimmtes aussagen.

Ich beschränke mich daher auf die Konstatierung der Tatsache, daß an den Stellen, wohin das Wasser in abgeschnittenen Sprossen gezogen wird, eine Anhäufung osmotisch wirksamer Substanz über das Durchschnittsniveau stattfindet.

Überall, wo ich das Turgeszentbleiben der jungen Teile einer welkenden Pflanze beobachtete, war eine den Wassertransport ermöglichende Potentialdifferenz vorhanden. Nur in einem einzigen Falle *(Phascolus)* fand ich eine solche nicht[2]), dort aber war auch kein Déplacement, wenigstens nicht in der gewöhnlichen Richtung, zu beobachten. Daher gibt gerade diese Ausnahme eines der besten Argumente dafür, daß das Zusammentreffen beider, in meinen Schlußfolgerungen kausal verknüpfter Erscheinungen nicht zufällig ist. Das osmotische Gefälle in der welkenden Pflanze ist zwar nicht direkt meßbar an dem Abfall der plasmolytischen Werte von den aussaugenden nach den ausgesogenen Teilen; doch konnte nach

1) Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1904, p. 409.
2) Vgl. p. 23.

Feststellung der Bedingungen auf sein Vorhandensein oder auf die Möglichkeit seiner Entstehung geschlossen werden. Auch wo von vornherein keine oder eine sehr geringe osmotische Differenz vorhanden ist, kann bei gutem Transpirationsschutz und hinreichender Wasserfülle der alten Blätter ein Déplacement eingeleitet werden[1]).

Theoretisch ist es auch möglich, daß Zellen mit von vornherein niedrigerem Turgordruck solchen mit höherem Wasser entreißen, sobald erstere durch stärkereren Wasserverlust einen höheren osmotischen Wert erreichen. Denn was wir als Turgordruck bezeichnen und plasmolytisch messen, ist allein die osmotische Konzentration des Zellsaftes in dem Augenblick, wo die Zellwand gerade entspannt ist. Durch stärkere Verdunstung kann aber ganz gut ein höherer Gehalt erreicht werden, und wenn die alten Teile indessen wenig oder gar kein Wasser verloren haben, kann ihnen welches entrissen werden. Dieser Fall kommt aller Wahrscheinlichkeit nach in der Natur hier und da verwirklicht vor, hat aber keine ökologische Bedeutung, da nach einem Wasserverlust, der ein irgendwie beträchtliches osmotisches Gefälle zu nichte macht, der Turgor in den Organen schon so stark abgenommen haben muß, daß sie ohne erneute Wasserzufuhr nicht mehr zu retten sein werden.

Ähnlich mögen die Bedingungen bei einer von Wiesner[2]) konstatierten Erscheinung liegen. Er fand, daß die alten Blätter den in Wasser getauchten Sproßgipfel aussaugten, und zwar in solchem Grade, daß er welkte. Erst wenn die älteren Blätter infolge der auf diese Weise unzureichenden Wasserzufuhr abgetrocknet waren, wurde der Gipfel wieder turgeszent, indem nun das durch die Epidermis aufgenommene Wasser ganz ihm selbst zugute kam. Das Experiment ist nach meinen früheren Ausführungen verständlich. In den eingetauchten Teilen erhielt sich die Konzentration des Zellsaftes konstant, in den älteren stieg sie über die Höhe jener. Folglich strömte das Wasser in basipetaler Richtung; da es durch die Epidermis nicht schnell genug aufgenommen werden konnte, trat Welken ein. Ich sah dasselbe, wenn ich Sproßgipfel in den dampfgesättigten Raum einführte. Von einem absteigenden Saftstrom[3]) zu sprechen, und in diesem

1) Vgl. p. 18.

2) Wiesner, Studien über das Welken von Blüten und Laubsprossen. Sitzungsbericht der Wiener Akademie 1882.

3) Wiesner, Der absteigende Saftstrom, Botan. Zeit. 1889.

eine eigentümliche, stets vorhandene Wasserbewegung neben der bekannten in akropetaler Richtung zu sehen, ist wohl überflüssig. Daß die Wasserbewegung auch in inverser Richtung vor sich gehen kann, ist eine seit Hales' Untersuchungen[1]) bekannte Tatsache.

Ein für genügenden Wassertransport ausreichendes osmotisches Gefälle kann nach den obigen Erwägungen in den meisten Pflanzen aber nur dann zustande kommen, wenn entweder von vornherein die Turgorenergie nach den jungen Teilen zu wächst oder bei Wassermangel eine solche Differenz auf irgend eine Weise erzeugt wird[2]). Das kann entweder durch Transport gelöster Stoffe oder durch Erhöhung der molekularen Konzentration an Ort und Stelle geschehen. Wäre das erste der Fall, so müßte der Turgordruck in den alten Blättern fallen, während er in den jungen zunähme. Nun war das bisher erzielte Hauptresultat, daß eine Turgordifferenz immer schon am Beginn des Versuches, vor dem Welken vorhanden war. In zahlreichen Fällen verschoben sich dann als Folge des Wassermangels wohl die absoluten Werte nach oben zu, doch wurde das Gefälle nicht vergrößert. In andern, und das bei fast allen Sukkulenten, blieb der Turgordruck in den ausgesogenen Teilen bis zum Absterben fast konstant, während er in den aussaugenden stieg.

Daraus geht schon hervor, daß da, wo eine Erhöhung des osmotischen Druckes eintrat, dies eine lokale, in der einzelnen Zelle vor sich gehende Erscheinung war. Auf welchen chemischen Umsetzungen sie beruhte, darüber ließe sich nur durch geeignete chemisch-analytische Methoden im einzelnen Falle Klarheit erlangen, da die angewandten Mittel aller Voraussicht nach sehr verschiedenartig sein werden. Ich beschränkte mich auf die Ermittelung der Turgordrucke mit Hilfe der plasmolytischen Methode.

Da zeigte sich denn überall in der welkenden Pflanze trotz des häufigen Steigens des Gesamtturgors, das ich schon oben[3]) als Folge des Wassermangels identifiziert habe, eine korrelative Begünstigung der jüngsten Teile; doch machte sich hier und da doch auch eine gewisse Selbständigkeit der einzelnen Organe bemerkbar, die sich in einer unabhängigen Erhöhung des Eigenturgors zeigte. Das war weniger bei Blättern als bei Stengelgliedern bemerkbar. So stieg in den untersten Internodien zum Welken aufgehängter

1) Hales, Statik der Gewächse, 1848, p. 77.
2) Vgl. p. 20.
3) p. 28.

Sprosse von *Callisia repens* und *Tradescantia fluminensis* der plasmolytische Wert in höherem Maße als in den darauf folgenden, noch turgeszenten. Das ist wohl so zu erklären, daß die Pflanze die für den Wassertransport wichtigen Stengelteile erhalten will, daß aber eine gewisse Überregulation stattfindet, oder es machte sich darin ein Kampf der Teile unter sich bemerkbar, die sich nicht in allen Stücken dem Nutzen der Allgemeinheit unterordnen.

Ein Sproß von *Callisia* war vom 30. Januar bis 8. März im Laboratorium aufgehängt. Das unterste Internodium, sowie die Blätter bis hoch hinauf, — die oberen nur an der Spitze, — waren völlig trocken. Das zweite Internodium war geschrumpft, der Turgordruck in ihm betrug nach kurzem Quellen in Wasser 38%, während er in den jüngeren, turgeszenten Internodien 32—34% betrug, und die Normalzahlen für die untersten 10—12, für die oberen 20—22% waren. Hier ist also das selbständige Steigen des Turgors in den welkenden Sproßgliedern deutlich; doch nur in den untersten, die folgenden zeigten 24%, also weniger als der Gipfel. Im ganzen also Erhöhung des Gesamtturgors mit Erhaltung der Potentialdifferenz.

Ebenso bei *Tradescantia fluminensis*. Sproßgipfel und Seitenknospen bleiben in trockener Luft wochenlang frisch und nehmen allmählich einen Turgordruck bis 64% an, während die unteren Internodien nur auf 22% kommen. Die Normalzahlen für die untersten Internodien sind 10—12, für die jüngsten 22—24%. Nach einer Woche des Welkens zeigten die untersten turgeszenten 20%, die oberen 30—32%. Im feuchten Raum waren selbst nach drei Wochen (9.—30. Junuar) erst unten 14, oben 26% erreicht. Diejenigen Internodien der an freier Luft aufgehängten Stücke, die zwischen den völlig abgetrockneten untersten und den noch reichlich Wasser enthaltenden in der Mitte lagen und stark zusammengefallen aussahen, zeigten nach einer Woche 26%, also höher als die nächstfolgenden, doch tiefer als die obersten. Bei dieser Pflanze gibt wie die *Callisia* allein der saftige Stengel das Wasserreservoir für die junge Knospe ab, da die Blätter durch Eigentranspiration schnell abtrocknen, ausgenommen die jüngsten, falls diese am Stengel bleiben. Abgelöst vertrockneten auch sie rasch, schneller als die mittleren, die ihrerseits wieder die 3 oder 4 ältesten, durch kleineren Umfang und gelblichere Farbe ausgezeichneten, überdauerten, deren Spaltenverschluß nicht so gut funktionierte. Diese Pflanzen sind durch

Ausbildung großer, flächiger Transpirationsorgane an reiche Wasserzufuhr, durch den saftigen Stengel aber und die Beschaffenheit der Knospen an Dürreperioden angepaßt, in denen die dünnen Blätter nur unnötige Wasserzehrer wären, weshalb sie geopfert werden.

Ein schönes Objekt für das Studium der Turgorverhältnisse beim Welken bot *Sedum spectabile*, das sich schon für die Transpirationsversuche als sehr geeignet erwiesen hatte. In frisch vom Beet geholten Stücken nahm der Turgordruck ganz regelmäßig von den ältesten zu den jüngsten Blättern zu, er betrug

für die untersten Blätter von 5—5½ cm 18—20%,
„ solche von . . . . . 3 „ 24—26%,
„ „ „ . . . . . 2—2½ „ 30%,
„ die jüngsten von . . . 1—1½ „ 38%.

Nachdem die Pflanzen vom 18. Mai bis 7. Juni im Zimmer gehangen hatten und ihre ältesten Blätter vertrocknet waren, betrug der Turgorwert in den jüngsten, zugewachsenen Blättern 42—44%, die unteren von etwa 3 cm Länge waren ein wenig herabgegangen und zeigten 18—20%.

Ähnlich verhielt sich *Sedum album*. Die frischen erwachsenen Blätter wiesen einen Turgordruck von 26%, die übrig gebliebenen an lange im trockenen Zimmer gewelkten einen solchen von 36% auf.

Sempervivum Braunii.

Frisch, unterste Blätter . . . 20—22%,
jüngste (0,6 cm) . . . . . 28—30%.

Nach einiger Zeit waren die untersten Blätter vertrocknet, die darauf folgenden zeigten 30%,
die jüngsten (0,6 cm) 34%,
und nach drei Monaten die innersten (0,6 cm) . . . . . 44%.

Saxifraga Aizoon.

Fleischiger Grund der Rosettenblätter frisch . 28%,
nach acht Tagen 34%,
Blütenstengel und Blatt davon . . . . . 38%.

Sempervivum glaucum.

Exemplar I mit den Wurzeln in Wasser, II trocken, beide im Dunkeln etioliert vom 22. 6.—21. 7.

I. Äußerstes, lebendes Blatt (die älteren injiziert und tot) 3 cm Länge 20%,
kleineres von 2 cm Länge 28%;
II. ältestes, lebendes Blatt (die äußeren trocken) 3 cm Länge 40%,
kleineres von 2 cm Länge . . . . . 54%.

Zartere, weniger auf Wassermangel eingerichtete Pflanzen konnte ich natürlich nicht in dieser Weise behandeln, daß ich sie abschnitt und in trockener Luft aufhängte. Ich versuchte die natürlichen Verhältnisse bei Trockenheit nachzuahmen, indem ich Topfpflanzen von einer bestimmten Zeit ab nicht mehr goß. Sie welkten dann ganz allmählich und vertrugen eine beträchtliche Trockenheit des Bodens. Auch hier zeigte sich ein Steigen der plasmolytischen Grenzwerte.

Zea Mays.

Parenchym des Mittelnerven. Im Topf, normal gegossen 28. 4.—12. 7. . . . . 22%.
Gleichaltrig, doch vom 24. 6.—12. 7. nicht gegossen. Während dieser Zeit durch eine Glocke mit offenem Tubus gegen zu starke Transpiration geschützt . . . . . 40%.

Cucurbita Pepo.

Keimlinge in Sägespänen gewachsen, dann nicht mehr gegossen, Hypokotyl 17 cm . . . . . 28%.
Gleich alte, die letzten vier Tage in Wasser, worin einige Wurzeln gebildet wurden . . . 18%.
Von Anfang an sehr trocken gehaltene Exemplare von $3\frac{1}{2}$ cm Hypokotyllänge zeigten plasmolytische Werte von . . . . . 42—44%.
Wurden sie dann vom 22. Juni bis 4. Juli gar nicht gegossen, nach welcher Zeit sie eben zu welken anfingen, so stieg der Turgordruck auf 55%.

Solange (12 Tage) halten von Anfang an mit wenig Feuchtigkeit erzogene Pflanzen, — deren Bau gewisse Anpassungen an Trockenheit zeigt, wie Verstärkung der Cuticula, beständigen Schluß der Spaltöffnungen, — völligen Wassermangel aus, während

normal begossene wenige Stunden, nachdem der Boden begonnen hat auszutrocknen, welk herabhängen. Viel schneller noch ging, wie oben erwähnt (p. 5), das Vertrocknen bei in feuchter Luft gewachsenen Exemplaren, in denen auch der osmotische Druck in den Zellen bis auf 14—16% herabging. Ich stelle noch einmal die Vergleichszahlen nebeneinander.

Cucurbita Pepo.

Topf in Wasser, Dampfraum	14—16%,
in Wasser, Gewächshausluft	18%,
Normal gegossen, Gewächshausluft . .	24—26%,
Wenig gegossen, Gewächshausluft . . .	42—44%,
Ganz trocken, Zimmerluft	55%.

Auch *Helianthus annuus* vertrug bei sorgfältig abgemessener Wasserration große Trockenheit und fast völlige Sistierung des Wachstums. Die so behandelten Keimlinge hatten ein Hypokotyl von 2—4 cm Länge und umgekehrt entsprechende Turgorwerte von 40—42%, die kleineren höhere als die größeren. Normal war 24% und bei weiterem Welken wurde 48% erreicht.

Die Erscheinung war vielfach zu beobachten, daß die kleinsten Keimlinge, bei denen die Kotyledonen noch am meisten Reservestoffe enthielten, höhere Drucke aufwiesen als die größeren. Sie hielten dann auch Trockenheit bedeutend besser aus.

Helianthus annuus, Keimlinge.

Hypokotyl in cm . . 4	Turgor in % . . 30
„ „ „ . . 8	„ „ „ 24—26
„ „ „ 11—12	„ „ „ . . 20
„ „ „ . . 20	„ „ „ . . 16

Schließlich noch ein Beispiel für die Erhöhung des Turgors bei Trockenheit:

Solanum tuberosum.

Knollen angetrieben, dann vom 3. 6.—18. 7. im Topf, hell
feucht, 30 cm Länge . . . 20%,
trocken, 8 cm Länge . . . 50%.

Damit sind die beim Welken an trockener Luft gewöhnlich auftretenden Erscheinungen erschöpft. Meist steigt danach der Turgordruck in den jungen Organen, und zwar in einzelnen Fällen

sehr beträchtlich, gewöhnlich aber nur um etwa 10—15%. Das primär vorhandene Gefälle bleibt dabei erhalten, wird auch manchmal verstärkt, hält sich aber meist innerhalb enger Grenzen.

Noch weniger Veränderungen der normalen osmotischen Verhältnisse traten ein, wenn die Pflanzen abgeschnitten in feuchter Luft aufgehängt wurden. Ich tat das, um die Zeit bis zum völligen Welken hinzuziehen und so besser die auftretenden Erscheinungen beobachten zu können. Dabei zeigte sich zunächst, daß häufig in feuchter Luft die Blätter abgeworfen wurden, so bei *Sedum*-Arten, *Bryophyllum Calycinum*, *Crassula spathulata* usw. Dann aber auch häufig ein deutliches Fortwachsen an der Spitze, auch bei solchen Pflanzen, die das an trockener Luft nicht vermochten, und trotzdem geringe oder gar keine Turgorsteigerung. Man kann daraus wiederum (wie oben p. 36) schließen, daß es die Trockenheit an sich ist und nicht bestimmte Korrelationsverhältnisse, die das Steigen des Turgors verursachen. Was die Pflanze zweckmäßig reguliert, ist nur ein gewisses Verhältnis der Turgorhöhen in den einzelnen Teilen. Auch das war, wie oben für Internodien von *Callisia* und *Tradescantia* betont (p. 37) nicht durchgängig der Fall.

Nirgends sah ich eine Potentialdifferenz auftreten, wo nicht von vornherein eine vorhanden war. Das Steigen der absoluten Turgorhöhe aber hat für die Wasserbewegung innerhalb der Pflanze keinen Nutzen. Dieser ist vielmehr in der erleichterten Wasseraufnahme aus dem Boden zu suchen[1]), da es für die Schnelligkeit und Ausgiebigkeit der Wasserbewegung nur auf die Stärke des Gefälles ankommt. Zum Teil mag der Vorteil auch in der Herabsetzung der Dampfspannung zu suchen sein, also in der Wassererhaltung. Diese Frage ist auch durch die Untersuchungen von Wisser[2]) noch nicht erledigt. Er glaubte einen Beweis gegen die vielfachen Behauptungen[3]) erbringen zu müssen, daß die Transpiration durch Schleimstoffe oder Säuren, unabhängig von dem Grade ihrer osmotischen Wirkung herabgesetzt wird. Der Irrtum in diesen Angaben stammt noch aus der Zeit, wo man meinte, daß kolloïde Stoffe den Turgor der Zelle verursachen, und wurde durch Vernachlässigung osmotischer Bestimmungen immer weiter geschleppt. Da es nämlich aus

1) Vgl. p. 29.

2) Wisser, Über den angeblichen Transpirationsschutz der Pflanzen u. s. f. — Diss. Kiel 1904.

3) Literatur bei Burgerstein, l. c., p. 213.

de Vries' Untersuchungen[1]) hervorging, daß Pflanzensäuren oft einen großen Teil des Turgors verursachen, so glaubte man aus dem hohen Säuregehalt der Sukkulenten auf seinen biologischen Nutzen rückschließen zu dürfen. Da man aber seit Pfeffers osmotischen Untersuchungen (1877) weiß, daß die wasseranziehende Kraft einer Zelle durch den osmotischen Druck meßbar ist, sind diese Angaben nicht mehr diskutabel.

Wenn nun auch die Dampftension durch die zunehmende Konzentration des Zellsaftes, solange die Zelle turgeszent bleibt, nicht erheblich herabgesetzt wird[2]), so können doch so starke Erhöhungen des osmotischen Druckes, wie sie in manchen Fällen auftreten, vielleicht in der angegebenen Weise nützlich werden.

Um zu den in feuchter Luft aufgehängten Pflanzen zurückzukehren, so beobachtete ich, wie gesagt, öfters beträchtlichen Zuwachs an der Spitze. So bei *Bryophyllum Calycinum* über dem obersten, bei Beginn des Versuches eben erschienenen, dann aber nach Verlust der älteren Blätter schließlich auch abgeworfenen Blattpaar noch fünf zweigliedrige Wirtel, die ebenso wie die Internodien an Größe immer mehr abnahmen, während der Stengel von unten her begann zusammenzufallen und durch Absterben des Markes hohl zu werden. Dabei stieg der Turgordruck an der Spitze nur von 22% auf 24%. Die untersten Blätter hatten beim Abwerfen 10%.

Es ist also zu sehen, daß Welken und Aussaugen nicht immer von einer deutlichen Turgorsteigerung begleitet sein muß, im Gegenteil, diese war oft sehr unbeträchtlich oder gar nicht zu konstatieren. Bei Pflanzen, die von vornherein ein genügendes Gefälle aufweisen, war das erklärlich. Doch auch bei solchen, wo dies nicht der Fall war, zeigte sich manchmal, und zwar auch an trockener Luft, eine zunächst nicht erwartete Gleichförmigkeit und Konstanz des Turgordruckes. Den Fall fand ich zB. bei *Rochea falcata* und *Cotyledon gibbiflora* verwirklicht. Erstere wies überall einen plasmolytischen Wert von 22%, letztere einen solchen von 18% auf.

Mit *Cotyledon gibbiflora* stellte ich folgenden Versuch an. Ich dekapitierte die aus einer lockeren Rosette großer Blätter auf starkem Strunk bestehende Pflanze, schnitt sie in der Mitte des

---

1) De Vries, Analyse der Turgorkraft, Jahrb. 1884, Bd. 20.

2) Pfeffer, Physiologie, p. 220, 1897.

letzteren ab und hängte den mittleren Teil während mehrerer Wochen in der trockenen Laboratoriumsluft auf. Er trieb aus der Achsel des obersten Blattes eine Knospe, die eine ziemliche Größe erreichte. Eine ganz ähnliche entstand an dem im Topf gebliebenen und begossenen Strunk. Beide zeigten dieselbe Turgorhöhe von 18%, ebenso wie die ausgesaugten Blätter vor dem Absterben und der abgeschnittene, in feuchten Sand gesteckte Sproßgipfel, der inzwischen Wurzeln getrieben hatte. Später pflanzte ich auch den mittleren Teil in Erde, er bewurzelte sich schnell, und die Knospe wuchs zu einer ansehnlichen Rosette aus. Aber auch in ihr wurde der osmotische Wert von 18% nicht verschoben.

Bei *Rochea falcata* hatten angewurzelte Stecklinge, ebenso große Topfpflanzen in den ältesten wie in den jüngsten Blättern, sogar die Deckblätter der Blütensprosse im Winter 16—18, im Sommer 20—22%, und diese Werte wurden auch durch langandauerndes Welken nicht verändert, wobei die unteren Blätter dünn und schlaff wurden, ein graues, totes Ansehen erhielten und nur etwa ein Viertel des Frischgewichtes wogen. Wie weit bei dieser Pflanze der Wasserverlust gehen kann, ist schwer zu sagen, jedenfalls hält sie monatelange Trockenheit aus, wobei kaum die untersten Blätter absterben. Die dicke Hauptachse und die steife Epidermis mit ihren sonderbaren, verkieselten Haargebilden hindern ein zu starkes Zusammensinken des ganzen Pflanzenkörpers, durch das bei leichter welkenden Pflanzen häufig der Wassertransport unmöglich gemacht wird. Besonders gut geschützt sind die jüngsten Teile am Vegetationspunkt, indem das darauf folgende Blattpaar mit seinen Rändern fest zusammengepreßt ist, und so eine dichte, vor Transpiration bewahrende Hülle bildet, die erst beim Heranwachsen der jungen Blätter gesprengt wird. Kerner[1]) behauptet, daß die verkieselten Epidermiszellen auch im ausgewachsenen Zustande noch als Wasserspeicher dienen, und daß die Verkieselung das in ihnen enthaltene Wasser gegen Verdunstung schütze. Wenn das wirklich der Fall wäre, wenn die wasserspeichernden Zellen steif und undurchlässig „wie Glasflaschen“ wären, so wäre nicht einzusehen, wie die Pflanze das Wasser aus ihnen aufnehmen könnte. Zum Wesen der Speichergewebe gehört es gerade, daß sie ihr Volumen leicht vermindern können. Es ist doch nicht

1) Kerner, Pflanzenleben 1896—98, Bd. I, p. 306 u. 311.

anzunehmen, daß das Protoplasma sich von der Wand loslösen wird, übrigens könnte dann auch noch keine Luft nachdringen. Es sterben vielmehr die Protoplasten in diesen Zellen, bald nachdem sie ausgewachsen und ihre Wandungen durch Einlagerung von Kieselsäure erhärtet sind, ab und bilden dann einen sehr wirksamen Schutz gegen zu starke Transpiration und Besonnung. Daß sie zuerst Zellsaft enthalten, ist, so lange sie leben und wachsen, selbstverständlich, und daß sie Wasser an die assimilierenden Zellen in der Gefahr des Vertrocknens abgeben können, sehr wahrscheinlich.

Kerner[1]) spricht auch davon, daß an den Blättern dieser Pflanze wie bei *Bryophyllum* Stecklinge entstehen können, die, bis sie eigene Wurzeln haben, das fleischige Gewebe des Mutterblattes als Nahrungsquelle benutzen und aussaugen. Mir ist es nicht gelungen, solche Stecklinge zu bekommen, doch müßte in diesem Falle wohl die osmotische Saugkraft der auswachsenden Pflänzchen die des Blattes übertreffen.

Nach alledem möchte ich folgende Regeln aufstellen:

A. Sehr fleischige oder mit dichtgedrängten wasserspeichernden Organen versehene Pflanzen[2]) zeigen 1. geringen Abfall der Turgordrucke von oben nach unten, da für sie die beim Welken eintretende Turgorsenkung zum Nachsaugen des reichlich vorhandenen Wassers ausreicht; 2. geringe Steigerung des Turgordruckes beim Austrocknen des Bodens, da sie diesem an ihren Standorten in der ungünstigen Jahreszeit doch kein Wasser mehr entreißen können und sich daher von dieser Hilfsquelle durch Ausbildung besonderer Wassergewebe vorübergehend unabhängig machen mußten.

B. Am schönsten ist das Aussaugen und Absterben von hinten bei gleichzeitigem Fortwachsen an der Spitze bei Pflanzen mit gestreckter, auf der Erde kriechender Achse zu sehen, die sich bei größerer Bodenfeuchtigkeit vorn wieder bewurzeln können. Die durch das Absterben der Stengelbasis isolierten Spitzenteile des Verzweigungssystems werden dann zu Ursprungsstellen neuer Pflanzen[3]).

---

1) Kerner, l. c., Bd. II, p. 35.

2) zB. *Cotyledon gibbiflora, Sempervivum glaucum, Rochea falcata* u. a.

3) Beispiele sind: *Sedum acre, reflexum, album, Mesembryanthemum edule, Crassula spathulata, Rhipsalis Cassytha, Portulaca grandiflora, Tradescantia fluminensis* u. a.

C. Bei Pflanzen, die nicht die Fähigkeit haben, sich an der Spitze zu bewurzeln, kann das Aussaugen nur den Dienst verrichten die stärkere Transpiration der jungen Teile auszugleichen und sie so bei vorübergehender Trockenheit gegen Verdorren zu schützen. Das hier häufig besonders deutliche Steigen des Turgordruckes bei Trockenheit ist entweder als Transpirationsschutz oder wahrscheinlicher im Sinne einer besseren Ausnutzung der Bodenfeuchtigkeit zu deuten. Dabei werden die für den Zusammenhang des Vegetationspunktes mit dem unersetzlichen Wurzelsystem wichtigen Stengelteile gegenüber den Blättern sichtlich bevorzugt.

V. Trocken austreibende Speicherorgane.

Wir haben bisher die Pflanzen betrachtet, bei denen oberirdische Organe neben ihrer Hauptfunktion die Aufgabe übernehmen als Wasserreservoir für die jungen Teile zu dienen. Noch auffälliger wird dieses Verhältnis bei Pflanzen mit spezifischen, unterirdischen Speicherorganen. In diesen ist meist neben plastischen Nährstoffen Wasser enthalten, bei gewissen „trockenblühenden“ Aroideen so viel, daß sie aus den Knollen ohne weitere Wasserzufuhr ansehnliche Blütenstände entwickeln können[1]). Doch zeigen auch die anderen Knollen, Rüben und Zwiebeln die Wasserabgabe an die trocken austreibenden Sprosse mehr oder weniger ausgeprägt. Wenn diese, wie sie im Keller so häufig tun, auswachsen, so müssen offenbar nicht nur die plastischen Nährstoffe, sondern auch das Wasser aus den Speicherzellen in die wachsenden Sprosse transportiert werden. Für diese Wasserbewegung dürfen wir nach den bisherigen Erfahrungen ebenfalls einen Turgorüberschuß in den jungen Teilen gegenüber den Speicherorganen erwarten.

Nun ist aber für viele von ihnen bekannt, daß ihre Zellen einen außergewöhnlich hohen Turgordruck aufweisen. Und zwar sind das besonders diejenigen Rüben und Zwiebeln, die lösliche Zuckerarten, vor allem Glukose und Saccharose speichern, also zB. *Beta vulgaris* und *Allium Cepa*[2]). In Speicherorganen, die mit festen Reservestoffen, wie Stärke, Aleuron vollgepfropft sind, ist

1) Burgerstein, l. c., p. 227.

2) Pfeffer, Physiologie 1897, I, p. 121 und die dort zitierte Literatur, dann auch Wächter, Austritt von Zucker aus den Zellen der Speicherorgane von *Allium Cepa* und *Beta vulgaris*, Jahrb. 1905, Bd. 41, p. 190 u. 195.

auf plasmolytischem Wege leider keine Messung zu machen. Es gilt dies sowohl für Kartoffelknollen und Hyazinthenzwiebeln usw. als auch für die Endosperme und Kotyledonen der Samen.

Wie man aus indirekten Bestimmungen entnehmen kann, ist aber wahrscheinlich auch in diesen der Turgor beim Austreiben hoch. Es fragte sich nun, ob die trocken austreibenden Rüben und Zwiebeln wirklich in ihren jungen Trieben noch höhere osmotische Werte entwickeln könnten, als sie die Speichergewebe zeigten. Zur Entscheidung dieser Frage mußte ein Objekt, wie die Küchenzwiebel, *Allium Cepa*, besonders geeignet sein, da sie leicht ohne Wasser austreibt, und ihre Speicherzellen sich verhältnismäßig gut plasmolysieren lassen. Es standen mir im Frühling, außer einigen Überresten deutscher, sehr schöne, große egyptische Zwiebeln zur Verfügung. Diese keimten zwar etwas langsam und ungleich, ließen sich aber doch gut verwenden und ergaben ein gut übereinstimmendes Resultat.

Frische Zwiebeln zeigten in den großen Parenchymzellen der Schuppen als Durchschnitt von je acht Exemplaren

bei der deutschen . . . . . 37,7 %,
„ „ egyptischen . . . . . 36,2 %.

Die individuellen Schwankungen waren unbeträchtlich. Copeland[1]) gibt 45—50 % an, so hohe Werte habe ich nie beobachtet.

Wachsen die Zwiebeln in feuchtem Boden aus, so sinkt der Turgor von außen nach innen vorschreitend, entsprechend der Reihenfolge der Entleerung bis auf 14—16 %.

Auch der Turgordruck der Blätter, der bei ganz jungen in den farblosen Markzellen 28—30 % erreicht, sinkt bald auf 24 % und hält sich dann konstant. Er ist also im Anfang geringer, am Ende größer als in den Zwiebelschuppen.

Wurden die Zwiebeln aber nur kurz in feuchtem Sand angetrieben und dann nicht weiter gegossen, so hielt sich der Turgordruck der Blätter stets über oder mindestens gleich dem der Schuppen. Er sank in ihnen erst allmählich mit dem Verbrauch des gespeicherten Zuckers, entsprechend der Abnahme des Turgors in der Zwiebel. Bei Exemplaren, die vom 25. Mai bis 18. Juli sich selbst überlassen wurden, war schließlich der Turgorwert in der äußersten lebenden Zwiebelschale 22 %, in den innersten 24 %, in den Blättern 26 %. Dieser Fall ist typisch. Eine Zwischen-

1) Copeland, l. c., p. 56.

stufe war zum Beispiel am 16. Juni erreicht, wo die Zwiebel noch 28 %, die Blätter 46 % zeigten. Sie waren da noch sehr kurz. Am 2. Juli zeigten die äußersten Schuppen 24 %, die Blätter 34 %. Die Differenz wurde also mit dem Verbrauch der gespeicherten Stoffe immer geringer, aber nie gleich 0 und noch weniger negativ. Der Verbrauch der Nährstoffe kann in der mit Wasser versorgten Zwiebel weitergehen als in der trockenen, bei der die Blätter ihr Wachstum auf einer viel früheren Stufe einstellen. Doch ist auch diese immerhin gut geschützt und enthält soviel Wasser, daß kein so sehr großer Teil der im besten Falle verwendbaren Stoffe zurückgelassen werden muß. Merkwürdig ist, daß bei solchen Zwiebeln immer noch Wurzeln, wenn auch spärlich, in den trockenen Sand getrieben wurden[1]), und daß bei diesen der Turgordruck nicht mehr als 24 % betrug, also ebenso viel wie bei Wurzeln, die in Wasser tauchten. Das Ergebnis, daß die aussaugenden Teile höhere osmotische Energie aufweisen als die ausgesaugten, wurde auch durch das Verhalten der Wurzeln nicht erschüttert.

Auch bei *Beta vulgaris*, der roten Rübe, bestätigte es sich. Frischen Rüben war ein osmotischer Druck von 75 % eigen. Beim Austreiben in feuchter Erde gingen sie bis auf 22 % herunter. Die Blätter zeigten, solange sie ganz jung waren, nur wenig niedrigeren Turgordruck als die Rübe, also etwa 70 %, gingen aber mit dem Strecken sehr bald tiefer und hielten sich dann konstant auf 24 %, etioliert auf 18—20 %, ganz wie bei Copeland[2]). Der Turgordruck war mithin wie bei *Allium Cepa* zuerst niedriger, zuletzt höher als der in den Speicherzellen.

Anders verhielten sich Rüben, die entweder im Topf, worin ich sie angetrieben hatte, dem Welken überlassen wurden oder, durch eine Glasglocke gegen zu raschen Wasserverlust geschützt, ohne Erde und Feuchtigkeit blieben. Letzteres war übrigens viel ungünstiger, da leicht ein Verfaulen eintrat, dem die Rüben oft anheimfallen. Ließ ich also Rüben, die einen Schopf Blätter getrieben hatten, im Topf trocken stehen, so verwelkten sehr bald die größeren Blätter, die jungen dagegen entwickelten sich langsam weiter, wenn sie auch nicht groß wurden. Die Blätter sind hier verhältnismäßig zart und viel schlechter gegen Vertrocknen geschützt

---

1) Die meisten Sukkulenten treiben sogar in die trockene Zimmerluft, oft reichlich genug, Wurzeln, die freilich nicht lang werden.

2) Copeland, l. c., p. 52.

als bei *Allium Cepa*, wo sie bei dem plötzlichen Übergang zur Trockenheit kaum welkten.

Auch hier zeigten die jüngsten, bei Trockenheit zugewachsenen Blättchen einen Turgordruck, der den der Rüben übertraf.

Beta vulgaris, vom 31. 5.—20. 6. nicht gegossen,

Rübe, ganz welk . . . . . 65 %,
junge Blätter . . . . . 70 %.

Weit läßt sich leider das Aussaugen der Rübe nicht treiben, weil sie an der Luft zu schnell welk wird. Daher ist auch das Fallen des Turgordruckes, wie es bei *Allium Cepa* gefunden wurde, hier wenig deutlich.

Schön zeigt sich dieses dagegen bei dem dritten Beispiel für Reservestofforgane, das ich heranziehen will, bei der Kartoffel, *Solanum tuberosum*.

Angetriebene Kartoffelknollen hielt ich in Töpfen das eine Mal feucht, das andere vom 3. Juni ab ganz ohne Wasser und zwar im Dunkeln, weil dabei das Wachstum schneller geht und die plasmolytischen Bestimmungen beträchtlich erleichtert werden, was auch eine größere Genauigkeit zur Folge hat.

Solanum tuberosum, etiolierte Triebe.

	Feucht		Trocken	
Datum	Länge	Turgor	Länge	Turgor
6. Juni	3 cm	28 %	2 cm	34 %
9. „	5 „	24 „	3 „	30 „
21. „	27 „	20 „	13 „	26 „
6. Juli	53 „	20 „	15 „	24 „
18. „	60 „	20 „	16 „	28 „

Man sieht hier in deutlichen Zahlen, daß der Turgor von Anfang an abnimmt, und zwar nicht nur in den mit Wasser versorgten, sondern auch in den trocken gehaltenen Stücken. Das ist ein fundamentaler Unterschied gegenüber allen früheren Erfahrungen, nur in jungen Keimpflanzen ist ähnliches zu finden, aber auch nur bei Wasserzufuhr[1]). In der letzten Reihe der Tabelle sieht man schließlich doch wieder ein Steigen bei den trocken gehaltenen

1) Vgl. p. 40.

Trieben. Es macht sich der Einfluß des Wassermangels in der ganz welken Knolle geltend. Viel stärker war das zu bemerken, wenn ich in feuchten Sägespänen gekeimte Kartoffeln ohne Erde unter einer Glocke liegen ließ. Sie bildeten einige neue Wurzeln, auch kurze, knollig angeschwollene Triebe, die allmählich eine Korkschicht gleich der der Mutterknolle ansetzten. Das ganze sah sehr eigenartig aus und hielt sich lange turgeszent, von Anfang Mai jetzt schon bis Ende Juli. Am 18. Juli war der Tugordruck in den kurzen Trieben 75 % gegenüber 20 % normal.

Wurden die gewelkten Rüben, Zwiebeln und Knollen vorsichtig wieder mit Wasser versorgt, wobei man zweckmäßig bei reichlicher Transpiration erst wenig gießt, um ein Verfaulen zu verhüten, und erst wenn neue Wurzeln gebildet sind, mehr Wasser hinzufügt, so fingen die jungen Blätter an sich zu strecken, die zusammengefallenen Zellen der Rübe wurden wieder prall und alles ging dann seinen normalen Gang, wie ich ihn skizziert habe, wobei die osmotischen Werte schnell auf die gewöhnliche Höhe fielen. Doch ist das Turgeszentmachen einer welken Rübe nur bis zu einem gewissen Grad des Wasserverlustes möglich, und auch dann nur mit großer Vorsicht. Gießt man anfangs zu stark oder sucht durch eine Glasglocke die Transpiration zu hemmen, so tritt sehr schnell Fäulnis ein. Weil sie dieser so leicht ausgesetzt sind, ist es schwer, Rüben und Zwiebeln in Wasserkultur zu ziehen. Es glückt nur, wenn man die in feuchte Sägespäne getriebenen Wurzeln allein ins Wasser hängen läßt, das mit dem Zwiebelboden oder der Rübe selbst nicht in Berührung kommen darf. So gezogene Pflanzen zeigten im wesentlichen dieselben Erscheinungen wie die in Erde.

Bei den Speicherorganen und besonders bei den stark zuckerhaltigen ist ein gemeinsames deutlich. Die Pflanze, die sonst den Turgordruck innerhalb enger Grenzen reguliert, und zwar mit solcher Feinheit, daß er beim Wachstum nahezu konstant bleibt, geht von diesem Prinzip ab, sobald osmotisch stark wirksame Substanzen gespeichert werden. Es werden dann molekulare Konzentrationen mit in den Kauf genommen, wie sie sonst kaum zu finden sind. Wie die gewöhnlich schädlichen Wirkungen der hohen Saftkonzentration ausgeglichen werden, ist noch völlig unklar.

Unter diesen Umständen ist die Pflanze aber auch gezwungen, in den austreibenden Stengel- und Blattorganen einen entsprechenden, noch höheren Druck zu erzeugen, sobald Mangel an Wasser

auftritt, damit das im Reserveorgan gespeicherte den jungen Trieben zufließt. Es macht sich hier die osmotische Regulation besonders deutlich bemerkbar. Wächst z. B. eine rote Rübe bei gleichzeitiger Wasserzufuhr aus, so tritt in die sich entwickelnden Blätter stets nur so viel von dem gespeicherten Rohrzucker, wie zum Verbrauch im Wachstum, in der Atmung und zur Erzielung des Normalturgors nötig ist. Dabei sinkt langsam der osmotische Druck in der Rübe. Sobald jedoch die Wasserzufuhr aufhört und die wachsenden Teile gezwungen sind, ihr Wasser ebenso wie die Nährstoffe dem durch die Rübe dargestellten Speicher zu entreißen, entsteht in ihnen so viel mehr osmotisch wirksame Substanz, daß eine Potentialdifferenz erzeugt wird. Die wasseranziehenden Stoffe sind zum Teil Zucker, zum Teil entstehen sie daraus, indem der gespeicherte Rohrzucker zum Zwecke des Transportes erst invertiert wird. Wäre es nur der Rohrzucker selbst, so müßten wir einen Transport seiner Molekeln nach Stellen höherer Konzentration annehmen, was nur mit Energieaufwand unter aktiver Betätigung des Protoplasmas möglich wäre. Zu einer solchen Annahme liegt aber kein Grund vor. Bedenken wir, daß Rohrzucker nach der Invertierung schon die doppelte osmotische Energie entwickelt und durch weitere Verwandlung der entstehenden Glukose und Fruktose, etwa in organische Säuren, von neuem, und zwar beträchtlich an Energie gewinnt (indem z. B. ein Molekül Glukose im günstigsten Falle drei Moleküle Oxalsäure liefern kann)[1]), so sehen wir, da organische Säuren und deren Salze meist über die Hälfte der Turgorkraft liefern, daß die Pflanze es in der Gewalt hat, ihren Turgor, wo es nötig ist, beträchtlich zu erhöhen.

D. Zusammenfassung und Schluß.

Überschauen wir zum Schluß noch einmal die gefundenen Resultate, indem wir einige allgemeine Erörterungen einflechten. In dem, den äußeren Erscheinungen beim Welken gewidmeten ersten Teil haben wir gefunden, daß bei fast allen beobachteten Pflanzen unter Umständen eine Bevorzugung der jungen Teile eintritt. Diese zeigt sich darin, daß ein Teil des Wassers aus den alten Blättern und Sproßgliedern in sie übertritt, wodurch sie länger vor Vertrocknen geschützt sind und sich selbst weiter entwickeln

1) De Vries, l. c., p. 582.

können. Dabei zeigten sich individuelle Unterschiede, je nachdem die Pflanzen besser oder schlechter an Trockenheit angepaßt waren. Genauer gehen die Verhältnisse bei diesem Vorgang aus meinen Transpirationsversuchen hervor, die sie zahlenmäßig mit hinreichender Genauigkeit spiegeln. Dabei ist bemerkenswert, daß in vielen Fällen die noch reichlich safthaltigen Blätter geopfert werden und allein das im Stengel enthaltene Wasser zur Versorgung des Vegetationspunktes bewahrt wird, jedenfalls um nicht die durch die Blätter bedeutend vermehrte Oberfläche mit in Kauf nehmen zu müssen. Ich bemerkte das schon oben für *Callisia* und *Tradescantia*[1]). Es ist aber eine verbreitete Erscheinung; so werfen viele *Sedum*-Arten, fast alle Pflanzen mit nadelartigen Blättern, wie *Erica*-Arten, die ja auch einen xerophilen Typus repräsentieren, dann auch *Bryophyllum Calycinum*, *Euphorbia Myrsinites* u. s. f. ihre Blätter ab, bevor sie noch trocken sind. Offenbar kann aus dem durch Verdunstung konzentrierten Zellsaft (die wirkliche Konzentration kann durch die plasmolytische Methode nicht nachgewiesen werden) doch kein Wasser mehr entnommen werden.

Bei ungenügender Wasserzufuhr, wie sie bei Pflanzen besteht, die mit der Schnittfläche in Wasser stehen, konnte ich auch bei Mesophyten häufig ein Ablösen der alten Blätter beobachten, das aus Mangel an Zeit nicht eintritt, wenn sie ohne Wasser schnell vertrocknen. Ich sah es zB. bei *Sambucus nigra*, *Philadelphus Coronaria*, *Robinia Pseudacacia* und manchen anderen. Deutlich wurde der Sproßgipfel nach dieser Prozedur frischer und konnte dann noch lange erhalten bleiben. Oft scheint das Abstoßen in der morphologischen Struktur schon vorgesehen, zB. bei *Sedum*, wo das Blatt nur mit einer kleinen Stelle, in der die Gefäßbündel verlaufen, mit dem Stengel zusammenhängt, sodaß es leicht abbricht. An der Narbe kommen häufig junge Triebe und Wurzeln, selbst in trockener Luft, zum Vorschein, besonders regelmäßig, wenn die Endknospe entfernt wird. In solchen Fällen wird der Nahrungs- und Saftstrom nach diesen Stellen gerichtet, während er vorher nach der Spitze zu strömte. Selbst kurze Stengelstücke haben noch die Fähigkeit eine oder mehrere Knospen zu treiben, die, neu mit Wasser versorgt, zu eigenen Pflanzen heranwachsen können. Das ist ein wichtiges biologisches Moment zur Erhaltung und Vermehrung solcher Pflanzen in der Natur. Stücke von

1) p. 38.

Tradescantia, *Bryophyllum* und *Sedum* hatte ich ein Vierteljahr (von Ende April bis Ende Juli) in einem Glaszylinder aufgehängt. Selbst dann erwiesen sie sich noch als lebendig, und konnten, eingepflanzt, zu neuer Entwicklung gebracht werden. Alte Stengel mit Blättern, die ganz zusammengefallen waren, trieben Wurzeln und füllten sich wieder prall mit Saft, sodaß man ihnen die ausgestandenen Entbehrungen nicht ansah. Die Fähigkeit Wasserverlust zu ertragen und die Lebenszähigkeit ist bei diesen Pflanzen sehr groß.

In dem den osmotischen Verhältnissen gewidmeten zweiten Teil meiner Arbeit stellte ich in Ergänzung der älteren Resultate über Turgorregulation fest, daß trotz der beständigen chemischen Umsetzungen, trotz des starken Schwankens in der Zusammensetzung des Zellsaftes, die Turgorhöhe in derselben Pflanze sowohl, als auch in verschiedenen Individuen und Arten merkwürdig konstant ist. Es muß also die Regulation auch unter gewöhnlichen Umständen sehr wirksam und stets tätig sein.

Eine Ausnahme von dieser Konstanz machen nur die Speicherorgane, in denen der Hauptsache nach osmotisch wirksame Substanz gespeichert wird. Stark stärkehaltige Reservestofforgane lassen sich nicht plasmolysieren, es ist also schwer ihren Turgordruck zu bestimmen. Doch scheint aus dem Verhalten beim Keimen hervorzugehen, daß auch hier eine außergewöhnliche Konzentration des Zellsaftes vorliegt. Andrerseits zeigt die, das lösliche Inulin, das als Koloïd sehr schwach osmotisch wirksam ist, speichernde *Dahlia*-Knolle nach Copeland[1]) einen osmotischen Druck von nur 20%, bestätigt also ihrerseits die Regel, daß die meisten Pflanzenzellen unter normalen Umständen Turgorwerte von 20—25% aufweisen.

Diese Übereinstimmung kann bei dem wechselnden Gehalt der Zelle an Stoffwechselprodukten, die bald angehäuft, bald nach Bedarf verbraucht werden, nur dadurch erklärt werden, daß neben diesen eine wechselnde Menge eines eigens der Turgorerhaltung dienenden Stoffes vorhanden ist, die die Regulation ermöglicht. Damit soll nicht gesagt sein, daß unter den in der Pflanze bestehenden Bedingungen die Anhäufung akzidentell osmotisch wirksamer Substanz durch Stoffwechselvorgänge nicht beschränkt und reguliert werden könne, vielmehr wirkt dahin schon das Gesetz

1) Copeland, l. c., p. 56.

der chemischen Massenwirkung. Doch kann das zur feineren Einstellung, wie sie tatsächlich in der Pflanze vor sich geht, wahrscheinlich nicht ausreichen, und beim Verbrauch dieser Stoffe scheint in den Organen, die noch weitere Dienste zu leisten haben, die Turgeszenz durch eigens dazu produzierte Substanzen erhalten zu werden, die gewöhnlich nicht mehr in den eigentlichen Stoffwechsel gerissen werden. Dafür spricht, daß auch in verhungernden, etiolierten oder ohne Kohlensäure wachsenden Pflanzen der Turgor nicht unter ein gewisses Maß sinkt, das bei ersteren kaum unter das für diese charakteristische, im letzteren Falle überhaupt nicht unter den Normalwert herabgeht. Ein weiteres Argument geben die spezifischen Speicherorgane, die nach der Entleerung absterben. Bei diesen hätte die Erhaltung des Turgors keinen Wert, er kann da wirklich auch beträchtlich unter das Normalmaß sinken.

Zur Ergänzung kann dienen, was de Vries[1]) über die den Turgor erzeugenden Stoffe sagt. Überall findet er einen vorwiegend an seiner Hervorbringung beteiligt, und zwar meist annähernd zur Hälfte, während die Menge der einzelnen sonst vorhandenen Substanzen weitaus zurücktritt. Wir werden nicht fehlgehen, wenn wir mit ihm annehmen, daß diesen Stoffen speziell die für die Pflanze wichtige Aufgabe der Erhaltung und Regulation des Turgors zukommt. In welcher Weise allerdings letztere im Bedarfsfalle vor sich geht, läßt sich noch nicht genauer angeben. In manchen Fällen ist ein Einfluß der vorhandenen Menge von Nährmaterial festgestellt worden, in andern nicht[2]). Swellengrebel[3]) konnte nicht feststellen, ob der Glykogengehalt bei Hefezellen nach einer Erhöhung des Turgordruckes abnimmt oder nicht. Glykogenarme Zellen regulierten ebensogut wie andere. Die Frage bleibt also unentschieden, doch werden die Umsetzungen, deren sich die Pflanze bedient, je nach den Stoffen, die dabei in Betracht kommen, sehr verschiedenartiger Natur sein. Bei Bakterien[4]) und Meeresalgen[5]) ist zB. die Aufnahme und Ausgabe von im Substrat gelösten Stoffen von Bedeutung, die auch bei höheren Pflanzen

---

1) De Vries, Analyse der Turgorkraft, Jahrb. 1884, p. 572.

2) Copeland, l. c., p. 12 u. 27.

3) Swellengrebel, l. c., p. 491.

4) Fischer, Untersuch. über Bakterien, Jahrb. 1895, Bd. 31, p. 16.

5) Janse, Permeabilität des Protoplasmas, Amsterdamer Akademie 1888, p. 381 u. Botan. Centralbl. 1887, Bd. 32, p. 22.

vielleicht unter Umständen zu der Innenregulation durch Stoffwechselprodukte ergänzend hinzutritt.

In vielen Fällen wird eine Turgorsteigerung nicht durch Anderungen in der Produktion osmotisch wirksamer Substanz, sondern durch Störungen des Wachstums, durch Stauung gewissermaßen hervorgerufen, also durch einen Mangel an Regulation. Denn es ist nicht einzusehen, welchen Nutzen eine durch zu hohe Temperatur am Wachsen gehinderte Pflanze von einer Erhöhung des Turgors haben sollte. Bei Temperaturen unter dem Minimum, wo dieselbe Erscheinung eintritt, könnte man annehmen, daß die höhere osmotische Energie die erschwerte Wasseraufnahme[1]) ermöglichen soll. Doch dürfen wir kaum hoffen, auf solche Weise diese Erscheinungen einheitlich zu erklären.

Deutlicher ist die teleologische Bedeutung bei der Turgorsteigerung in denjenigen Pflanzen, die in trockenem Boden oder in Salzlösungen wachsen, wenn auch dieser Vorgang durch die dabei auftretende Wachstumshemmung dem eben erwähnten ähnlich ist. Denn es ist klar, daß die Pflanze umso besser Wasser aufnehmen kann, je höher ihre eigene osmotische Energie ist, die in dem einen Falle gegen die Adhäsion des Wassers an den Bodenpartikeln, in dem anderen gegen den osmotischen Druck der Nährlösung zu arbeiten hat.

Bei welkenden Pflanzen endlich wirkt die Regulation dahin, daß die frisch bleibenden Spitzenteile stets die ausgesaugten an osmotischer Energie übertreffen. Nebenher geht gewöhnlich ein Steigen des Gesamtturgors, das ein energetisches Gefälle gegenüber dem ausgetrockneten Boden, solange aus diesem noch Wasser zu gewinnen ist, aufrecht erhält. Da ich überall, wo sich ein Wassertransport in der welkenden Pflanze beobachten ließ, auch ein osmotisches Gefälle nachweisen oder höchst wahrscheinlich machen konnte, und bei der einzigen Ausnahme das Welken in umgekehrter Richtung die Annahme, daß beide Erscheinungen im Zusammenhang von Ursache und Wirkung stehen, noch bestärkte, ist an den Schlußfolgerungen über die physikalische Ursache der Wasserbewegung kaum zu zweifeln. Umso weniger, als die der Aufklärung

1) Stange, l. c., p. 330. — Wieler, Plasmolyt. Versuche mit unverletzten Pflanzen, Ber. d. bot. Gesellsch., 1887, Bd. V, p. 377.

2) Molisch, Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen, Jena 1897, p. 50, sowie die dort zitierte Literatur. Vor allem: Sachs, Abhandl., Bd. I, p. 39.

von vornherein durch abweichendes Verhalten Widerstand entgegensetzenden Reservestofforgane schließlich beim Austreiben die schönste und deutlichste Regulation im osmotischen Verhalten zeigten.

Bei Ausdehnung der bis dahin gefundenen Regeln auf sie mußten für die trocken auswachsenden Triebe außergewöhnlich hohe Werte gefordert werden, wogegen bei den engen Grenzen, in denen sich sonst die osmotischen Konzentrationen in grünen Blättern halten, schwerwiegende Bedenken sprachen. Doch bestätigten sich die theoretischen Schlußfolgerungen bei der Untersuchung vollkommen.

Ist Wasser vorhanden, so erweist sich der Turgordruck in den Trieben als unabhängig von dem der Speicherzellen. Nur in ganz jungen Blättern erhebt er sich über den Normalwert. Das mag so zu erklären sein, daß die austreibenden Organe, da das Wurzelsystem noch wenig ausgebildet ist, ihr Wasser aus dem feuchten Boden durch Vermittlung der Parenchymzellen des Speichergewebes aufnehmen müssen. Das können sie zwar, da die Zellen der Rübe auf ihrem Sättigungszustand erhalten bleiben und ihr osmotischer Druck daher für die Potentialdifferenz zwischen den Blattzellen und dem Bodenwasser nicht in Betracht kommt[1]); doch ist die Wasseraufnahme auf eine verhältnismäßig weite Strecke von Zelle zu Zelle gegen die in den Gefäßen beträchtlich erschwert, und deshalb darf das Gefälle gegenüber dem Boden nicht zu gering sein. Später geht die osmotische Konzentration im Speichergewebe zurück, das Wurzelsystem und Gefäßnetz vergrößert sich, und damit nimmt auch der Turgordruck in den Trieben ab.

Ist dagegen beim Austreiben der Reservestofforgane nicht genug Wasser vorhanden, so steigt der osmotische Druck in den Sprossen bis über die Höhe in den Speicherzellen und geht erst mit Verbrauch der Reservestoffe in beiden zurück.

So hoch ist der Turgordruck aber nur in diesen seltenen Fällen, meist hält er sich in bemerkenswert engen Grenzen, auch da, wo ein Wassertransport mit seiner Hilfe nötig wird. Eine geringe Konzentrationsdifferenz genügt, eine ungleiche Verteilung des Wassers herbeizuführen, besonders in den Pflanzen, die gut gegen Verdunstung geschützt sind und daher Zeit zum Transport haben. Darin liegt offenbar auch der Grund, daß die Turgorverschiebungen

1) Vgl. p. 19.

beim Welken nicht auffälliger sind, und daß meist das von vornherein vorhandene Gefälle ausreicht, das Wasser nach den zu erhaltenden Organen, den Vegetationspunkten, Blüten und jungen Früchten hinzutreiben. Ich konnte niemals in den aussaugenden Teilen einen niedrigeren, meist aber einen um 10—15 % höheren osmotischen Druck konstatieren als an der Basis.

Lebenslauf.

Ich, Ernst Pringsheim, Sohn des früheren Rittergutsbesitzers, jetzigen Rentiers Hugo Pringsheim, bin am 26. Oktober 1881 in Breslau geboren. Ich bin evangelischen Glaubens.

Von Ostern 1890 an besuchte ich das Realgymnasium am Zwinger zu Breslau, das ich Ostern 1902 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Ich ging darauf bis Sommer 1903 nach München, um Naturwissenschaften zu treiben, studierte ein Semester in meiner Vaterstadt und kam dann nach Leipzig, wo ich seitdem in der Hauptsache im botanischen Institut der Universität arbeitete. Dort entstanden auch die vorliegenden Untersuchungen.

Während meiner sieben Studiensemester besuchte ich die Vorlesungen und Übungen folgender Herren Dozenten, denen ich hiermit meinen Dank ausspreche:

Baeyer, Brahn, Brentano, Chun, Correns, Furtwängler, Giesenhagen, Goebel, Kükenthal, Ladenburg, Lipps, Miehe, Muther, Nathansohn, Pfeffer, Röntgen, Rothpletz, Voll, Wundt.

Besonders verpflichtet aber fühle ich mich Herrn Geheimrat Prof. Dr. W. Pfeffer für die mannigfaltige Unterstützung, die er mir im Laufe meiner Arbeit zuteil werden ließ. Auch Herrn Privatdozenten Dr. A. Nathansohn möchte ich an dieser Stelle noch einmal für seine wertvollen Ratschläge danken.

Leipzig, im Dezember 1905.

Inhaltsübersicht.

Seite

A. Historische und sachliche Einleitung 1

B. Art und Umfang des Wassertransportes in welkenden Pflanzen . . . 3

I. Äußere Erscheinungen beim Welken 3

II. Die Wasserökonomie 6

C. Die osmotischen Verhältnisse beim Wassertransport in der welkenden Pflanze 17

I. Theoretisches über die wirkenden Kräfte 17

II. Die normalen osmotischen Verhältnisse 20

III. Abhängigkeit der Turgorhöhe von äußeren Einflüssen 24

IV. Turgorverhältnisse in welkenden Sprossen 33

V. Trocken austreibende Speicherorgane 45

D. Zusammenfassung und Schluß 50